Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. Fr. Zschokke

DIE ODONATEN DER UMGEBUNG VON BASEL

Beitrag zur biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen

✷

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde der
Hohen philosophischen Fakultät der
Universität Basel

vorgelegt von

ADOLF PORTMANN
aus Basel

LÖRRACH 1921

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. Fr. Zschokke

DIE ODONATEN DER UMGEBUNG VON BASEL

Beitrag zur biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen

✶

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde der
Hohen philosophischen Fakultät der
Universität Basel

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

vorgelegt von

ADOLF PORTMANN
aus Basel

LÖRRACH 1921

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. Fr. Zschokke und Dr. G. Senn.

Basel, den 1. Februar 1921.

Prof. Dr. **H. Mohrmann**
Dekan.

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 5
Methodisches 7

I. Faunistischer Teil

Die Odonaten der Umgebung von Basel 9
1. Charakteristik des Untersuchuugsgebiets 9
2. Faktoren der Verbreitung 11
3. Artbestand unserer Fauna 14
4. Herkunft unserer Odonaten 15
5. Verteilung der Arten über das Untersuchungsgebiet . 22
6. Flugzeit der beobachteten Odonaten 25

II. Experimenteller Teil

Beitrag zur Frage der Anpassungsfähigkeit und Variabilität der Odonatenentwicklung 27
1. Beobachtungen im Freien 31
2. Aufzuchtversuche im Laboratorium 32

III. Biologischer Teil

Beitrag zu einer biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen 43
Verzeichnis der in der Umgebung von Basel gefundenen Odonaten 44
Unterordnung *Zygoptera* 45
Familie *Calopterygidae* 45
„ *Agrionidae* 48
Biologische Charakteristik der *Zygoptera* 61
Unterordnung *Anisoptera* 64
Familie *Aeschnidae* 64
„ *Libellulidae* 77
Biologische Charakteristik der *Anisoptera* 92

Schlußbemerkungen 94
Zusammenfassung der Ergebnisse 97
Literatur-Verzeichnis 100

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548211_0297

Einleitung.

Mit dem Aufschwung, der durch begeisterte Führer gegen Ende des letzten Jahrhunderts der Hydrobiologie beschieden war, traten auch die Süßwasserinsekten wieder in den Gesichtskreis der Forscher. Unter der Herrschaft von Darwins Deszendenzgedanken suchte man vor allem auf morphologisch-anatomischer und embryologischer Grundlage die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Insektengruppen zu klären. Dabei wurde aber die reiche Welt der Lebensäußerungen und der Entwicklungsverhältnisse, kurz, die Biologie der Insekten achtlos übergangen.

Es war die Lebensaufgabe des großen französischen Entomologen J. H. Fabre, den Darwin selbst den „unvergleichlichen Beobachter" nannte, die Fülle der biologischen Tatsachen in ihrer Bedeutung darzutun.

Was Fabre bis ins hohe Alter für die Landinsekten tat, geschah für die Süßwasserformen vor allem durch C. Wesenberg-Lund. Seine Arbeiten „Über die Biologie von Glyphotaelius punctatolineatus Retz." oder „Über die Biologie der Phrygaena grandis und die Mechanik ihres Gehäusebaus[1]) wurden Vorbilder dafür, wie man in innigster Verbindung mit der freien Natur, in stetem Vergleich von Experiment und Beobachtung im Freien, die Biologie eines Lebewesens entschleiern müsse.

Zahlreiche Untersuchungen (es seien nur die von 1908*, 1912*, 1913 a, b, c genannt) zeigten Wesenberg bald, daß nicht nur Gestalt und Zeichnung der untersuchten Objekte konstant sei, sondern daß dies auch in hohem Grade für die Lebensgewohnheiten der Insekten zutreffe, die ebensosehr wie jene formalen Eigenschaften der Vererbung unterliegen. Er betont deshalb immer wieder, daß unsere Arbeit nicht getan sei, wenn eine Tierart beschrieben und gezeichnet ist, sondern erst dann, wenn wir auch ihre Lebensverhältnisse und ihre Entwicklung kennen; er erkennt als wichtiges Ziel die Schaffung einer systematisch-

[1]) Beide in der Internat. Rev. d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie erschienen (1910, 1911).

deskriptiven Biologie. Die Worte, in die Wesenberg (1913 a, pag. 384) das Ziel gefaßt hat, mögen auch dieser Arbeit leitend voranstehen:

> „Ebenso wichtig, als die systematischen Charaktere, die die Arten morphologisch von einander trennen, zu kennen, ist es, die biologischen Charaktere, die für jede Art eigentümlich sind, zu erforschen und zu bestimmen. Eine nüchterne, deskriptive Biologie ist für die Wissenschaft ebenso bedeutungsvoll wie eine deskriptive Systematik."

In seinen „Odonatenstudien" (1913a) hat Wesenberg es für eine Insektengruppe unternommen, die Grundlinien einer solchen beschreibenden Biologie festzulegen, und jenen Untersuchungen verdankt auch die vorliegende Arbeit ihre wertvollste Anregung.

Daß die Odonaten zum Gegenstand dieser biologisch-faunistischen Untersuchungen gewählt wurden, hat nicht zuletzt seinen Grund auch darin, daß diese relativ gut umschriebene Gruppe dank der rastlosen Arbeit hervorragender Systematiker von Hagen, de Selys bis Ris gut erforscht ist, und daß man seit den Arbeiten von Ris (1909*, 1910*, 1920) und Rousseau (1908/09*) auch die Larvenformen relativ gut kennt. Solche systematische Vorarbeit ist die unerläßliche Vorbedingung für eine genaue Biologie, denn erst, wenn wir die nahe Formverwandtschaft zweier Arten kennen, wird uns ihr biologisch verschiedenes Verhalten auffallen und zum Problem werden. Eine gut umgrenzte, systematisch gründlich bekannte Tiergruppe bietet biologischer und physiologischer Forschung die günstigsten Objekte.

Neben der biologischen Hauptaufgabe dienen diese Untersuchungen dem Zweck, die Odonatenfauna der Umgebung von Basel festzustellen. In dieser Hinsicht bildet die Arbeit nur ein Glied in einer stattlichen Folge von Studien des Basler Instituts, welche die Umgebung unserer Stadt zu einem der zoologisch am besten durchforschten Gebiete weit und breit machen. Es ist mir eine Befriedigung, zu diesem Gebäude einen bescheidenen Baustein beitragen zu dürfen.

Der faunistische Teil ist vor allem deshalb von Interesse, weil unsere Odonatenfauna, wie später geschildert werden muß, einem ungemein raschen Untergang preisgegeben ist. Es war höchste Zeit, das heute noch reiche und farbenfrohe Bild unserer Libellenwelt festzuhalten, und der künftige Naturfreund wird einst mit schmerzlicher Wehmut hören, welch' blühendes Leben noch unsere Generation umgab, die wir doch schon mitten in der Verödung der Natur leben.

Das Material zum vorliegenden Beitrag sammelte ich vom Sommer 1918 bis zum Spätherbst 1920 auf zahlreichen Exkursionen, während derselben Zeit wurden auch die Experimente in der Zoologischen Anstalt in Basel angestellt. Diese ganze Zeit hindurch stand mir die unermüdliche Hilfe und das Interesse meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. F. Zschokkes, zur Seite, und es sei ihm auch hier für die Förderung meiner Studien mein herzlichster Dank ausgesprochen. Zum Gelingen der Arbeit war es von großer Bedeutung, einen Odonatenkenner von Weltruf, Herrn Dr. F. Ris in Rheinau, in meiner Nähe zu wissen, der mir nicht nur in freigebigster Weise seine reiche Bibliothek zur Verfügung stellte, sondern mir auch in methodischen Fragen wertvollen Rat gab. Ich möchte ihm für seine Unterstützung herzlich danken.

Auch Herrn Prof. G. Senn möchte ich meinen Dank aussprechen für die Erlaubnis, meine durch Sparmaßnahmen unterbrochenen Temperaturversuche in den Warmhäusern des Botanischen Gartens fortzusetzen.

Dank gebührt auch Herrn Dr. R. Menzel für viele praktische Ratschläge und für das Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegen brachte; vor allem aber meinen Freunden, Dr. Ed. Handschin, der mich in das weite Feld der Entomologie einführte, und Dr. Fred. Keiser, der mir auf so mancher Exkursion ein guter Freund war.

Sollte meine Arbeit, trotz all der zahllosen Lücken, deren ich mir nur zu wohl bewußt bin, zur Mehrung und zur Festigung unseres Wissens über die Biologie der Odonaten beitragen, so wäre ihr Zweck erfüllt und meine Mühe belohnt.

Methodisches.

Das Material zu dieser Arbeit besteht vor allem aus zahlreichen eigenen Fängen von Imagines und Larven, die auf über hundert Exkursionen zu allen Jahreszeiten gesammelt wurden. Dieser Grundstock wurde ergänzt durch Studium der Museumssammlungen und genaue Literaturdurchsicht. In Privatsammlungen war wenig über unsere Basler Odonaten zu finden, da Schmetterlinge und Käfer noch immer die Lieblingsobjekte der Dilettanten sind. Einzig die reiche Sammlung von Herrn E. Liniger bot viele wertvolle Ergänzungen. Zur Bestimmung der Imagines benutzte ich fast ausschließlich Ris, *Odonata* (1909* in Brauer:

Die Süßwasserfauna Deutschlands), ebenso für die Larven, zu deren Bestimmung auch noch die späteren Arbeiten von Ris (1910*, 1920), sowie Rousseau (1908/09*) zugezogen wurden.

Nachdem mir die heimische Odonatenfauna schon vertraut war, wagte ich es, mich zur Bestimmung entfernt über dem Wasser fliegender Libellen eines achtfach vergrößernden Zeiß-Anastigmats zu bedienen, der mir, besonders an unzugänglichen Hochmoorstellen, oft wertvolle Dienste leistete, und den auch Wesenberg empfiehlt.

Was die faunistische Arbeit betrifft, so müssen hier die großen Hindernisse erwähnt werden, die das französische Konsulat vom Waffenstillstand im Herbst 1918 bis zum Herbst 1920 einer Durchforschung der elsässischen Gewässer in den Weg legte. Nach den unglaublichsten Anstrengungen erhielt ich, allzuspät, im Herbst 1920 einen Paß, um die Grenze überschreiten zu können. Dem gegenüber sei betont, daß die deutschen Militärbehörden mir im August 1918 auf die erste Anfrage hin den Grenzübertritt gestatteten, sobald sie wußten, daß es sich um eine wissenschaftliche Arbeit handle. Da während und nach dem Krieg der Rhein als Grenzfluß ständig gesperrt war, so war mir auch dieser Teil meines Gebietes verschlossen.

Über die Zeit des Ausschlüpfens der Imagines informierte ich mich auf einfache Weise. Auf meinen Exkursionen nahm ich von Ende April an jeweils die gefangenen reifen Larven, die Nymphen, mit und setzte sie in ein geräumiges Freiluftaquarium, wo ihnen Gelegenheit zur Metamorphose geboten war. Sah man die Nymphen Kopf und Thorax aus dem Wasser strecken, also zur Luftatmung übergehen, so war dies das Signal, im Freien nachzusehen; und gewöhnlich traf man dann auch an den heimischen Weihern die Nymphen bei der Verwandlung.

Vom Einfluß der Aquariumsbedingungen auf die Aufzucht der Larven wird im experimentellen Teil ausführlicher zu sprechen sein.

I. Faunistischer Teil.

Die Odonaten der Umgebung von Basel.

Bei der unheimlich schnellen Verödung unserer heimischen Natur, die unter dem Einfluß der alles in „reale“ Werte umsetzenden Kriegswirtschaft doppelt rasch um sich greift, war es hohe Zeit, die Odonatenfauna der Umgebung Basels in wissenschaftlicher Form festzuhalten.

Die Veränderungen, die nur in den letzten Jahren vor sich gegangen sind, enthüllen ein trübes Zukunftsbild. Allerorts haben die Kriegsnöte den Abbau der Torflager mächtig gefördert. Die Hochmoore des Schwarzwalds und des Berner Juras sind bald verschwunden; der Rheinhafenbau vernichtet die reichen Altwässer des Rheins um die Schusterinsel bei Basel. Zur Zeit wird der Lehmweiher bei Liestal, einer der reichsten jurassischen Fundorte unserer Umgebung, zugeschüttet; dort verschwinden nach Handschin (1920) 36 Käferarten und 15 Wasserwanzen, nach meinen Aufzeichnungen 19 Libellenformen!

Der Eingriff des Menschen ist nicht nur zerstörend; ab und zu, wie beim Bau großer Stauwehre, entstehen auch neue Gewässer und damit neue Besiedlungsmöglichkeiten. Aber die Stauseen in Basels Nähe sind dazu sehr wenig geeignet, denn an ihren pflanzenarmen felsigen Steinufern wird sich kaum ein reiches Tierleben entwickeln können. So erwächst dem Entomologen die traurige Pflicht, einen Zustand als Dokument festzuhalten, der nur eine Etappe darstellt auf einer unaufhaltsamen Verarmung.

1. Charakteristik des Untersuchungsgebiets.

Das von mir eingehend untersuchte Gebiet umfaßt den ganzen Tafeljura sowie die Falten und Plateaus des Hochjura bis zum Südabsturz gegen das Mittelland hin und reicht im Westen bis nach Saignelégier. Das Jouxtal, obwohl es weiter westlich liegt, wurde doch mit berücksichtigt, seiner Hochmoore wegen, in denen E. Mory (1899) gesammelt hat.

Jenseits der Landesgrenzen verhinderte der Krieg ein umfassendes Sammeln; war es mir doch jeweils nur im Spätsommer und Herbst 1918 und 1920 möglich, die Weiher von Neudorf

und Michelfelden aufzusuchen. Zum Glück geben die zahlreichen Funde Herrn E. Linigers, der jahrelang im Elsaß gesammelt hat, verbunden mit den drei Jahre (1907/10) einschließenden Sammelergebnissen Leonhardts (1912) ein gutes Bild der Odonatenwelt des Oberelsasses. Für die badischen Nachbargebiete und das Rheintal vervollständigen die Arbeiten von Ris (1896), Förster (1902) und Kleiber (1911) das Gesamtbild.

Nach den Entwicklungsmöglichkeiten für Odonaten gliedert sich die Umgebung Basels in vier Regionen:

1. Das Rheintal (im engsten Sinne),
2. Die Rheinebene,
3. Das Hügelland und der Faltenjura,
4. Die Hochmoorgebiete des Jura und Schwarzwalds.

Das **Rheintal** im engsten Sinne ist der Rheinebene als besondere Region gegenüberzustellen, weil die Flußbewohner unter den Odonaten von den Formen des stehenden Wassers scharf abstechen. Dieser ersten Region gehört nur das Strombett an, das mit seinen mächtigen Windungen viele stille Buchten schafft, in denen sich oft ein buntes Libellenleben entwickelt. Alle stehenden Altwasser müssen aber bereits dem zweiten Gebiet angegliedert werden, da sie eine ganz andere Odonatenwelt beherbergen.

2. Die **Rheinebene** umfaßt die alluviale Rheinniederung und die schon zwischen Jura und Dinkelberg beginnenden weiten Schotterflächen, die sich breit zu beiden Seiten des Stroms terrassenartig hinziehen, und die ihre größte Ausdehnung in der oberrheinischen Tiefebene (bei Basel ca. 250 m ü. d. M.) erlangen. Besonders in den Niederungen, zu beiden Seiten des Stroms liegen viele stille Weiher und Altwasser. Hier findet man die ganze Fülle der Altwasserstadien, die Lauterborn (1917) in seiner trefflichen geographisch-biologischen Monographie des Rheinstroms geschildert hat.

Da durch intensive Bodenkultur in der Rheinebene die Wälder stark zurückgedrängt wurden, genießen die meisten Gewässer das ganze Jahr hindurch volles Sonnenlicht, und ihre Eisbedeckung hält nicht lange an. So erfreut sich die Tierwelt dieser Teiche schon zeitig im Frühjahr der herrlichsten Wärme, und für lange Uferstrecken treffen hier jene günstigen Temperaturverhältnisse ein, die Wesenberg (1912*) in den dänischen Seen als so lebensfördernd gefunden hat. Kein Wunder, wenn die Elsässer Weiher wahre Paradiese für unsere Wasserinsekten sind.

3. Das **Hügelland und der Faltenjura** sind Übergangsgebiete zwischen zwei gutumschriebenen Faunenbezirken, der klimatisch milden Rheinebene und den streng kontinentalen Hochflächen. Doch besitzt auch diese Zone eine gewisse Selbständigkeit, die sich vor allem in einer Verarmung der Fauna ausdrückt. Das Klima ist rauher als das der Ebene, vor allem liegen die meisten Gewässer im Hügelschatten, sodaß sie die wärmenden Sonnenstrahlen oft nur kurze Stunden genießen. Dies verlängert im Winter die Eisbedeckung oft beträchtlich. Die Zahl stehender oder langsam fließender Gewässer ist nicht groß. Wohl stimmen die Geographen darin überein, daß unsere Juratäler einst in ihren Auwäldern zahlreiche schilfumkränzte Weiher bargen. Aber jene Zeiten sind längst dahin; wo einst Wälder und Wasser waren, breitet sich heute Kulturland, und in den höhern Lagen, wo die Kultur nicht so intensiv eingegriffen hat, verhindert die Durchlässigkeit unserer geklüfteten Kalkberge die Bildung stehender Gewässer. Neben vereinzelten Lehmtümpeln sind die meisten Weiher künstlich angelegte, großenteils sorgfältig gereinigte Feuerweiher, die nur dürftiges Tierleben aufweisen.

4. Die **Hochmoorgebiete,** die im Jura wie im Schwarzwald auf den Hochflächen sich ausdehnen, sind (oder waren!) die eigenartigste Region unserer Umgebung. Eine reiche Literatur enthebt uns der Schilderung der Landschaft und der Beschreibung der Entstehung dieser Moore. (Für Basel sei nur auf Kleiber [1911] verwiesen.) Nur soviel sei erwähnt, daß diese Gebiete, die uns heute noch in mancher Hinsicht Verhältnisse zeigen, wie sie ähnlich zur Eiszeit weithin herrschend waren, im Laufe des Jahres den extremen Wechsel von einem heißen Sommer zu einem langen strengen Winter mitmachen. Dieses kontinentale Klima hält die Gewässer lange Monate unter der Eisdecke. Das Leben beginnt erst im Mai; aber in den kurzen Sommermonaten erwärmen sich die Weiher doch sehr stark, und ihre Bewohner können dadurch einholen, was der lange Winter verzögert hat.

2. Faktoren der Verbreitung.

Das bunte Bild unserer heutigen Odonatenfauna ist durch das Zusammenspiel zahlreicher Faktoren entstanden. Die Stammesgeschichte der einzelnen Gruppen, die geologische Vergangenheit des Faunengebiets und die biologischen, besonders die oekologischen Anforderungen der einzelnen Arten liefern die Fäden, aus denen das farbige Bild unserer Fauna gewoben ist. Die Odonaten sind Doppelwesen, die als Larven oft Jahre hindurch

im Wasser leben, als Imagines zu Luftinsekten und oft zu kühnen Fliegern werden. So müssen die Bedingungen, welche die Verbreitung der einzelnen Art bestimmen, für das Larvenleben und für die Flugzeit der Imago gesondert untersucht werden.

a) Faktoren, welche die Verbreitung der Imago beeinflussen.

Bodenerhebungen und Wasserläufe, für die Verbreitung mancher Tiere von entscheidender Bedeutung, sind für die flugkräftigen Libellen keine Verbreitungsschranken, und selbst hohe Gebirge wirken nur dann faunentrennend, wenn sie zugleich markante Klimascheiden sind. Wie sehr Klimagrenzen auch ganz unabhängig von Gebirgen die Verbreitung der Odonaten beeinflussen, hat Kennedy (1917) gezeigt. Er stellte fest, daß mitten durch die eintönigen Prärien von Kansas in Nordamerika für manche westlichen Libellen die östliche Verbreitungsgrenze läuft. Da nämlich von Westen nach Osten gegen den Atlantischen Ozean die Regenmenge stark zunimmt, so werden trockenheitsliebende Imagines in den östlichen Gebieten oft von mehreren aufeinander folgenden Regentagen betroffen, die den ganzen Bestand dieser empfindlichen, nur spärliche Regen gewohnten Tiere vernichten.

Die Libellen zeigen zwei verschiedene Typen der Verwandlung zur Imago. Bei vielen Arten verläßt der ganze Bestand der ungefähr gleichzeitig reifen Nymphen in wenigen Tagen das Wasser. Dagegen erstreckt sich die letzte Verwandlung anderer Formen über eine lange Zeit; die Nymphen reifen sehr ungleichmäßig und verlassen deshalb das Wasser in ziemlich großen Abständen. Vergegenwärtigt man sich nun, daß die Regentage nur die Imagines, nicht aber die Larven treffen, so wird uns klar, daß auf solche einjährige Arten, deren Verwandlung nur kurze Zeit dauert, einige Regentage vernichtend wirken müssen. Alle ihre Larven haben das schützende Wasser verlassen, doch erreichen die Imagines erst nach einiger Zeit des Luftlebens die volle Geschlechtsreife. Trifft nun solche unreifen Tiere eine kühle Regenperiode, die sie tötet, so ist die Art an jenem Orte ausgetilgt, da sie noch keine neue Generation dem Wasser anvertraut hat. Erst neu zufliegende Individuen können die Form wieder einbürgern. Wenn aber die Verwandlung längere Zeit dauert, so mögen die bereits fliegenden Imagines wohl der Witterung zum Opfer fallen, sie werden durch später sich verwandelnde Tiere ersetzt, denen es gelingen wird, die neue Generation zu erzeugen.

Eine Art der ersten Gruppe, deren Larven sich fast gleichzeitig verwandeln, ist *Erythromma viridulum* (Charp.), und ich bin überzeugt, daß gerade diese Eigentümlichkeit an der relativen Seltenheit und ihrem sporadischen Auftreten in hohem Maße mitwirkt. Wenn innerhalb weniger Augusttage alle Larven eines Weihers dem Wasser entstiegen sind, und die juvenilen Imagines doch noch nicht die Geschlechtsreife erlangt haben, so genügen einige kühle Regentage, um die Art an diesem Orte zu vernichten.

Den zweiten Fall illustriert für unser Gebiet *Platycnemis pennipes* (Pall.). 1919 unterbrach in Arlesheim eine Regenperiode von fast drei Wochen die Flugzeit. Nachher waren alle reifen Tiere verschwunden, dafür aber entstiegen später gereifte Nymphen dem Wasser, sobald die Sonne wieder strahlte, und kurz darauf stand die Art wieder in voller Blüte.

Abgesehen von diesen klimatischen Einflüssen finden die Imagines wenig Hindernisse und können sich über große Gebiete verbreiten, sodaß die faunistische Untersuchung bei den Odonaten viel weniger als bei minder flugtüchtigen Ordnungen in der Lage ist, die Einzugsstraßen einzelner Faunenglieder festzustellen.

b) Faktoren, welche die Verbreitung der Larven beeinflussen.

Viel tiefgreifender als die Einwirkungen auf das Luftleben sind die Einflüsse der Umgebung auf die im Wasser lebenden Larven. Da scheiden sich vor allem zwei große Gruppen: Bewohner fließender und solche stehender Gewässer. Starkes Sauerstoffbedürfnis weist manche Libellen, wie Gomphinen, viele Calopterygiden auf das Leben in fließendem Wasser, wodurch ihr Vorkommen beschränkt ist. Auch bannt die Abhängigkeit von gleichmäßiger Temperatur manche stenotherme Arten in kühle Quellen und Bergbäche (wie unsere Cordulegasterarten) oder in warme Sprudel (so eine Mesothemisart im Felsengebirge Nordamerikas). Andere Larven zwingt ihr Wärmebedürfnis zum Leben in seichten, sonnendurchglühten Tümpeln oder an flachen Seeufern. Besonders in höheren Breiten ist das Vorkommen südlicher Arten, wie *Epitheca bimaculata* oder *Leucorrhinia caudalis,* ganz an thermische Ausnahmebedingungen gebunden, wie sie nur die südexponierten Buchten jener Gewässer noch bieten können (Wesenberg 1912*).

Für die Verbreitung einer Libelle ist auch die Dauer ihrer Entwicklung von großem Einfluß. Muß eine Form ihren Lebenslauf in einem Jahre abschließen, so setzt ihr dies Schranken

sowohl gegen Norden als in ihrer vertikalen Verbreitung; sie muß unter thermischen Verhältnissen zurück bleiben, die einer mehrjährigen, fügsameren Verwandten noch volle Entfaltung gestatten. So muß die Gattung *Anax* den Norden meiden, während *Aeschna* dort in Blüte steht.

Nur wenige Züge, die das Bild unserer Fauna bestimmen helfen, konnten herausgegriffen werden. Welche Fülle physiologischer Gesetzmäßigkeiten mag uns verborgen sein, die, seit Jahrtausenden durch Anpassung an Veränderungen der Umwelt entstanden, heute im Geheimen unsere Odonaten zu Lebensgemeinschaften zusammenschließen!

3. Artbestand unserer Fauna.

Die nachfolgende Tabelle gibt eine Übersicht, wie sich die um Basel gefundenen Arten auf die systematischen Gruppen verteilen, und ermöglicht den Vergleich mit den Faunen der Schweiz und Mitteleuropas.

Unterordnung	Familie	Subfamilie	Basel	Schweiz	Mitteleuropa
	Calopterygidae	*Calopteryginae*	2	2	2
Zygoptera	*Agrionidae*	*Lestinae*	6	6	6
		Agrioninae	14	16	17
	Aeschnidae	*Aeschninae*	9	12	13
		Gomphinae	6	6	7
Anisoptera		*Cordulegasterinae*	2	2	2
	Libellulidae	*Cordulinae*	4	6	6
		Libellulinae	15	19	20
		Total	**58**	69	73

Von 73 mitteleuropäischen Libellen wurden bis heute in der Schweiz 69 nachgewiesen. Von diesen 69 Arten konnte ich für die Umgebung Basels 57 feststellen, dazu tritt noch *Gomphus flavipes* (Charp.), der in der Rheinebene lebt, in der Schweiz aber noch nirgends einwandsfrei angegeben wird. Die Odonatenfauna

der Umgebung unserer Stadt zählt also heute 58 Arten, deren vollständiges Verzeichnis weiter unten, im Abschnitt über biologische Systematik folgt. Hier sei nur auf die interessantesten Funde kurz hingewiesen. Im Elsass lebt neben *Gomphus flavipes* auch *Anax parthenope* und das südliche *Agrion lindeni,* das in der Schweiz nur im Wallis und im Tessin vorkommt. Auch wurden die bei uns seltenen und sporadischen Formen *Agrion ornatum, Erythromma viridulum* und *Pyrrhosoma tenellum* in nächster Nähe der Stadt gefunden. Die nur episodisch häufige Wanderlibelle *Sympetrum fonscolombei* wurde mehrmals um Basel gefangen.

In aller Kürze seien nachstehend die 12 Schweizer Odonaten aufgezählt, die um Basel bis heute nicht festgestellt wurden.

Unserm Gebiet fehlen die rein nordisch-alpinen Glazialrelikten, die keine Zwischenstationen im Mittelgebirge besitzen: *Somatochlora alpestris* und *Aeschna coerulea.* Auch fehlt *Boyeria irene,* die zuerst von Schoch bei Zürich, dann von Paul am Pilatus und von Kleiber (1911) am Vierwaldstättersee gefangen wurde.

Daß die seltenen Wanderformen *Hemianax ephippiger* und *Gomphus simillimus* um Basel nicht beobachtet wurden, darf uns nicht wundern, hat man doch beide in der Schweiz bisher nur ein einziges Mal gefangen.

Das Ausbleiben von *Leucorrhinia pectoralis, L. caudalis* und *L. albifrons* wird uns im biologischen Teil noch beschäftigen. Die übrigen nichtgefundenen Schweizerlibellen: *Agrion lunulatum, Nehallenia speciosa* und *Epitheca bimaculata* sind Arten von weiter Verbreitung, die aber in Mitteleuropa alle nur sehr sporadisch auftreten. Oft findet sich eine dieser Formen an einem Gewässer zahlreich, fehlt aber im weiten Umkreis vollständig. Für alle diese Arten ist es nicht unwahrscheinlich, daß sie gelegentlich noch festgestellt werden können.

Die einzige, sonst nicht seltene Art, die ich nicht beobachtet habe, ist *Libellula fulva,* von der ich nur ein Museumsexemplar ohne Fundortsangabe kenne. Von Fischer (1850) wird sie für Baden ohne nähere Bezeichnung angegeben. Deshalb habe ich sie nicht in das Verzeichnis unserer Fauna aufgenommen, doch ist es ziemlich sicher, daß sie in der Rheinebene vorkommt.

4. Herkunft unserer Odonaten.

Zahlreiche Umweltfaktoren bestimmen die Wahl der Gewässer für die Libellen, und sehr viele Arten finden ihnen zusagende Wohnorte über das ganze Gebiet verbreitet. Da den beweglichen Fliegern wenig Hemmnisse hindernd in den Weg

treten, so bietet die heutige Verbreitung der einzelnen Formen in unserer Umgebung weniger als bei andern Tiergruppen Anhaltspunkte, um ihre Einzugstraßen und Herkunft zu ermitteln. Erst wenn das Vorkommen einer Art über weite Areale hin bekannt ist, gelingt es uns, ihr Ausgangs- und Entwicklungszentrum festzulegen. Für die zoogeographische Analyse der Odonaten meines Gebiets legte ich vor allem die Arbeiten von Ris (1909*) und Le Roi (1915) zugrunde.

Unsere heutige Fauna fließt aus fünf Quellen zusammen. Es finden sich

1. Circumboreale (holarktische) Elemente,
2. Europäisch-asiatische Arten,
3. Mediterrane Formen,
4. Östliche (pontisch-sarmatische) Einwanderer,
5. Boreo-alpine Arten mit Zwischenstufen im Mittelgebirge (Glazialrelikte).

Drei Libellen sind über die ganze nördliche Halbkugel, in Europa, Nordasien und Nordamerika verbreitet:

Enallagma cyathigerum (Charp.),
Libellula quadrimaculata (L.),
Sympetrum danae (Sulzer).

Diese circumboralen Arten fehlen auch unserem Gebiet nicht.

Die Hauptmacht unserer Libellen bildet die große Gruppe europäisch-asiatischer Formen. (Der Begriff „europäisch-asiatisch" deckt sich nicht mit „paläarktisch", da die letztere Bezeichnung auch südliche und südöstliche Formen einschließt.) Ihr Verbreitungsgebiet reicht bald mehr bald weniger weit nach Asien hinein, manche kommen noch in Japan vor, andere erreichen nur Turkestan. Das Areal vieler dieser Mitteleuropäer strahlt auch gegen das Mittelmeergebiet aus; immer aber sind sie in Europa noch hoch im Norden anzutreffen. Diese Gruppe umfaßt 29 Arten:

Calopteryx virgo (L.)
„ *splendens* (Harris)
Lestes fuscus (Vanderl.)
„ *dryas* (Kirby)
„ *sponsa* (Hansem.)
Platycnemis pennipes (Pall.)
Erythromma najas (Hansem.)
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer)
Ischnura elegans (Vanderl.)
„ *pumilio* (Charp.)

Agrion puella (L.)
„ *pulchellum* (Vanderl.)
Gomphus vulgatissimus (L.)
Onychogomphus forcipatus (L.)
Cordulegaster annulatus (Latr.)
Brachytron hafniense (Müller)
Aeschna grandis (L.)
„ *cyanea* (Müller)
„ *isosceles* (Müller)
Cordulia aenea (L.)
Somatochlora metallica (Vanderl.)
„ *flavomaculata* (Vanderl.)
Orthetrum coerulescens (Fabr.)
„ *cancellatum* (L.)
Libellula depressa (L.)
Sympetrum vulgatum (L.)
„ *sanguineum* (Müller)
„ *pedemontanum* (Allioni)
„ *flaveolum* (L.)

Neben diesen mehr nördlichen Formen sind die mediterranen Arten ein starkes Element unserer Fauna. Zu ihnen zählen:

Lestes barbarus (Fabr.)
„ *viridis* (Vanderl.)
„ *virens* (Charp.)
Pyrrhosoma tenellum (deVillers)
Agrion lindeni (Selys)
„ *mercuriale* (Charp.)
Gomphus pulchellus (Selys)
Sympetrum striolatum (Charp.)
„ *fonscolombei* (Selys).
Onychogomphus uncatus (Charp.)
Cordulegaster bidentatus (Selys)
Anax imperator (Leach)
„ *parthenope* (Selys)
Aeschna affinis (Vanderl.)
„ *mixta* (Latr.)
Orthetrum brunneum (Fonsc.)
Sympetrum meridionale (Selys)

17 Mittelmeerarten bewohnen unser Gebiet. Abgesehen von den zwei seltenen Wanderern *Hemianax ephippiger* und *Gomphus simillimus* kommen um Basel sämtliche in der

Schweiz gefundenen mediterranen Formen vor, selbst *Agrion lindeni,* der in der Schweiz nördlich der Alpen fehlt.

Le Roi (1915) hat auf pag. 171 die Angaben über die Abnahme der südlichen Libellen nach Norden und Osten gesammelt. Wenn wir diese Ziffern in eine Tabelle einreihen, und die Feststellungen für Basel anschließen, so wird das Bild noch deutlicher:

	Basel	Rheinprovinz	Schlesien	Ostpreußen
Gesamtzahl der gefundenen Arten	58	57	62	50
Mediterrane Arten	17	10	8	3

Klarer als durch diese Zahlen könnte die ausnehmend günstige Stellung unseres Gebiets, was den südlichen Zuzug betrifft, sicher nicht zum Ausdruck kommen. Daß hier der offene Weg vom Mittelmeer der Rhône-Saône entlang durch die weite burgundische Pforte ins Elsaß einen so starken mediterranen Einschlag ermöglicht hat, unterliegt keinem Zweifel.

Gegenüber dem starken Andrang südlicher Elemente treten die östlichen (pontisch-sarmatischen) Einwanderer weit zurück. Nur fünf Arten sind hierher zu zählen:

Erythromma viridulum (Charp.)
Agrion ornatum (Selys)
Gomphus flavipes (Charp.)
Ophiogomphus serpentinus (Charp.)
Sympetrum depressiusculum (Selys).

Zu den vier bis jetzt erwähnten Libellengruppen steht die fünfte, die kleine Schar der boreo-alpinen Arten, in scharfem Gegensatz, den nur die geologische Vergangenheit unseres Gebiets zu erklären vermag. Hier muß deshalb das Wenige angeführt werden, was wir über die Geschichte unserer Odonatenfauna wissen.

Kein Ereignis vergangener Erdepochen hat in unserer Tierwelt so tiefe Spuren hinterlassen, wie die große diluviale Vergletscherung. Ihre Zeichen sind auch der Libellenwelt aufgeprägt. Für manche Tiergruppen treten orographische und hydrographische Faktoren, Lagebeziehungen und Zufahrtsstraßen in der Verbreitung der Arten klar vor Augen. Fast alle diese faunistisch gesetzgebenden Momente hat der rasche Flügel der Odonaten verwischt; gut fliegende Mittelmeerarten, wie *Anax imperator* (Leach), sind selbst in den Tälern des Hochjura zu Hause, ebenso leben östliche Einwanderer, soweit sie günstige Gewässer finden konnten, über das ganze Gebiet. Einzig die Eiszeit hat bestimmte Odonaten in die engsten Grenzen gebannt, wo sie heute noch zeugen von der biologischen Macht jenes Ereignisses.

In den wasserreichen Tundren, die einst den eisfreien Gürtel zwischen den vordringenden Eiswällen des Nordlands und der Alpen erfüllten, lebte eine Mischfauna, die, wie Zschokke (1908, 1912) gezeigt hat, aus resistenten, präglazialen Arten, wie aus nordischen und alpinen Flüchtlingen bestand. Zu ihren Gliedern zählten auch manche Libellen, so:

Agrion hastulatum (Charp.)
Aeschna coerulea (Ström)
„ *juncea* (L.)
Somatochlora alpestris (Selys)
„ *arctica* (Zetterst.)
Leucorrhinia dubia (Vanderl.).

Der Großteil der präglazialen Odonatenwelt Mitteleuropas war gezwungen, sich in Gebiete zurückzuziehen, die von der Ungunst eiszeitlicher Verhältnisse weniger berührt wurden; vor allem nach Südwesten und Südosten. Erst als die Eismassen wichen, als Steppe und Wald sich ausbreiteten, wurde das Feld frei für neue Einwanderer. Die Frage, ob der Eiszeit in unserem Gebiet eine xerotherme Steppenperiode gefolgt sei, ist heute umstrittener als je, und es darf deshalb auch der Gang der postglazialen Besiedlung nur in den allgemeinsten Umrissen entworfen werden.

Sicher ist, daß mit dem milderen Klima auch eine bunte Welt neuer Odonatenformen unser Gebiet zu beleben begann, die aus den südwestlichen und südöstlichen Rückzugsarealen der präglazialen Tierwelt sich aufmachten und die neugeschenkten Räume besiedelten. Die stattliche Schar der Mittelmeerarten, der östlichen Formen, wie die meisten der heute typischen Mitteleuropäer, kamen jetzt an, während die an eiszeitliche Bedingungen gewöhnten Arten, welche die neue Umwelt nicht ertrugen, dem Rückzug des Eises nach Norden und in die Hochalpen folgten. Wenige Arten fanden noch in den Mittelgebirgen, seltener sogar noch im Flachland Stätten, die den glazialen Charakter in hohem Maße bewahrt hatten.

Die Hochmoore unserer Mittelgebirge sind den Odonaten der Eiszeit das geworden, was für eine merkwürdige Kleintierwelt unsere kalten Höhlengewässer, die Quellen und Wildbäche und die eintönige Seentiefe: Refugien vor dem Andrang der den neuen milderen Verhältnissen besser angepaßten Einwanderer.

Während die postglazialen Ankömmlinge sich siegreich über das ganze Gebiet verbreitet haben, blieben die Glazialrelikte in bestimmte Bezirke wie in Gefängnisse gebannt. Ich kenne wenige Erscheinungen, die uns so eindrücklich die Allgewalt

jahrhundertelanger Umwelteinflüsse zeigen. Da lebt die Larve von *Aeschna juncea* (L.) nur in engbegrenzten Moorgewässern, während doch die Imago an Flugtüchtigkeit den andern Aeschniden nicht nachsteht und sich oft kilometerweit vom heimischen Tümpel entfernt. Welche biologischen Verhältnisse es im einzelnen sind, die diese Gebundenheit bedingen, ist nicht bekannt, wie wir überhaupt von der Biologie der boreo-alpinen Insekten noch allzu wenig wissen.

Unsere typischen Glazialrelikte

Agrion hastulatum (Charp.)
Aeschna juncea (L.)
Somatochlora arctica (Zetterst.)
Leucorrhinia dubia (Vanderl.)

kehren in allen unseren Hochmooren, in den Freibergen und im Jouxtal, wie im Schwarzwald und in den Vogesen wieder. *Aeschna juncea* fehlt im Jungholz, kommt aber in den andern Hochmooren des Schwarzwalds (Schluchsee z. B.) sicher vor.

Eine Tabelle, die ich aus den Angaben von Ris (1909*) zusammenstelle, mag die Ausbreitung dieser vier Arten nach Norden und in die Alpen hinauf darstellen:

Art	Nordische Grenze bisher	Alpine Höhe bisher
Agrion hastulatum	62° 5' (Jenissei)	bis 1860 m
Aeschna juncea	68° 55' (Jenissei)	bis 2100 m
Somatochlora alpestris	Lappland	1400—2100 m
Leucorrhinia dubia	68° 55' (Jenissei)	bis 1800 m

Den vier gekennzeichneten Arten schließt Le Roi (1915) neuerdings auch *Cordulegaster annulatus* (Latr.) als Glazialform an. Er schreibt (pag. 170), nachdem von *Cordulegaster bidentatus* (Selys) die Rede war:

„Ganz ähnliche Anforderungen stellt auch der nahverwandte *Cordulegaster annulatus*, der gleichfalls im wesentlichen nur den Gebirgen eigen ist. Von besonderem Interesse ist es daher, daß er sich auch an ganz wenigen, weit von einander entfernten Orten im norddeutschen Flachland findet, hier aber bezeichnenderweise nur an Gewässern vom Charakter eines Gebirgsbaches. Weniger auffällig ist es, daß er Gebirgsbächen bis in das Flachland folgt. So steigt er bei uns auch an den Bächen auf der Wahner Heide und bei Siegburg in die Ebene herab.

Bei den wenigen Vorkommnissen der Art in der norddeutschen Tiefebene, weit entfernt von jedem Gebirge, läge immerhin die Vermutung nahe, daß es sich hierbei um verflogene Stücke aus dem Gebirge handle. Hält man aber daneben die Tatsache, daß *C. annulatus* auch in Dänemark, Süd-Norwegen, sowie Süd- und Mittelschweden regelmäßig auftritt, so gewinnen jene Funde an Bedeutung und wir werden gezwungen, die Art als eine Reliktform anzusehen."

Weiter unten (1915, pag. 171) sagt Le Roi, nachdem er die glazialen Moorformen der Odonaten erwähnt hat:

„Dieser Moorfauna gegenüber steht der ähnlich zu bewertende, an fließendes Wasser gebundene *Cordulegaster annulatus.*"

Betrachten wir *C. annulatus* allein, ohne seine Gattungsgenossen zu berücksichtigen, so hat die obige Ansicht beim heutigen Stand unserer Kenntnisse viel für sich. *C. annulatus* wäre demnach über den eisfreien Gürtel von Mitteleuropa weit verbreitet gewesen, heute aber, wo mit einem milderen Klima eine neue Fauna eingezogen ist, lebt die Art im warmen Flachland nur an wenigen Lokalitäten von eiszeitlichem Charakter. Nur im Gebirge vermag sie ein weiteres Gebiet noch heute zu behaupten, da hier die ihr zusagenden Wohnorte, die Quellen und kalten Bäche, weit häufiger als in der Ebene sich finden.

Soweit stimmen die Verhältnisse mit denen überein, die wir auch von anderen Bachbewohnern (Milben, Ephemeriden- und Trichoptern-Larven) kennen, von Arten, welche Steinmann (1907, pag. 146) nach den Kriterien Zschokkes als Glazialrelikte auffaßt. Indessen scheint mir die Frage nicht so einfach zu sein.

Vor allem dürfen wir *C. annulatus* nicht isoliert betrachten, sondern müssen unser Augenmerk auch auf die andern Arten der Gattung *Cordulegaster* richten. Und da zeigt es sich gleich, daß nach dem Wenigen, was wir über die Biologie dieser Tiere wissen, alle Arten vorwiegend Gebirgsbewohner sind und kalte Gewässer aufsuchen. (Sowohl *C. bidentatus* in Europa, als *C. maculatus, C. dorsalis, C. diadema* und *C. diastatops* in Nordamerika.) Also nimmt in dieser Hinsicht *C. annulatus* keine Ausnahmestellung ein, und sein Reliktcharakter darf nicht durch oekologische Merkmale begründet werden.

Aber auch die geographische Verbreitung gibt keine sicheren Anhaltspunkte. *C. annulatus* lebt nämlich außer in den von Le Roi hervorgehobenen nördlichen Gebieten auch in den Mittelmeerländern weit verbreitet, wo er bis nach Marokko vorkommt. Leider ist aus diesen Gegenden nichts über seine Biologie bekannt. Wir dürfen aber sicher die Art nicht als „Glazialrelikt" bezeichnen, solange wir ihre biologischen Verhältnisse nicht aus Ländern kennen, die von den umgestaltenden Wirkungen der Eiszeit verschont geblieben sind. Erweist sich *C. annulatus* im Süden als Bewohner wärmerer Gewässer, so kann seine Vorliebe für tieftemperierte Wohnorte bei uns vielleicht auf glaziale Einflüsse zurückgeführt werden; ist er aber

auch in jenen ständig eisfreien Gebieten ein Tier des Sturzbachs oder der Quellen, so können auch im Norden die Eiszeitverhältnisse nicht zur Erklärung seiner Verbreitung herangezogen werden.

Zusammenfassend sei nochmals betont, daß nach unseren bisherigen Kenntnissen die Verbreitung und die Biologie aller *Cordulegaster*-Arten zu ähnlich ist, als daß man einer Form, die weiter nach Norden vordringt als die übrigen, eine Ausnahmestellung als „Glazialrelikt" zuweisen dürfte.

5. Verteilung der Arten über das Untersuchungsgebiet.

Es wurde schon mehrmals erwähnt, daß die Libellen wenig Schranken für ihre Verbreitung kennen, daß sie horizontal und vertikal unbekümmert um Gebirge und Ströme soweit vordringen, als ihnen die Thermik der Gewässer zu leben gestattet. Einzelne Formen sind als Wanderer bekannt (so *Libellula quadrimaculata*), viele Arten wandern einzeln ständig weit umher, so manche Sympetren. So darf es uns nicht verwundern, wenn von den 58 festgestellten Arten 20 über das ganze Gebiet verbreitet sind, vom klimatisch begünstigten Elsaß bis hinauf in die rauhen Hochmoore. Es sind die nachstehenden Formen:

Calopteryx virgo (L.)
„ *splendens* (Harris)
Lestes fuscus (Vanderl.)
„ *dryas* (Kirby)
„ *sponsa* (Hansem.)
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer)
Agrion puella (L.)
„ *pulchellum* (Vanderl.)
Enallagma cyathigerum (Charp.)
Anax imperator (Leach)
Aeschna cyanea (Müller)
„ *grandis* (L.)
Somatochlora metallica (Vanderl.)
Cordulea aenea (L.)
Libellula depressa (L.)
„ *quadrimaculata* (L.)
Sympetrum striolatum (Charp.)
„ *flaveolum* (L.)
„ *depressiusculum* (Selys)
„ *danae* (Sulzer).

Es ist bezeichnend, daß sich diese große Gruppe fast ausschließlich aus den typischen, allverbreiteten Mitteleuropäern und den circumborealen Arten zusammensetzt. Einzig *Anax imperator* und *Sympetrum striolatum* sind mediterranen Ursprungs, und nur *Sympetrum depressiusculum* hat seine Heimat im Südosten.

Diesen Formen schließt sich eine beträchtliche Zahl von Libellen an, die nur unsern höheren Lagen fehlen, sonst aber das ganze Gebiet bewohnen. Die genaue Grenze ihrer vertikalen Verbreitung ist in unserer Umgebung schwer zu ziehen, da die Zahl der montanen Gewässer sehr gering ist. Es handelt sich um die folgenden 12 Arten:

Lestes viridis (Vanderl.)
Ischnura elegans (Vanderl.)
Platycnemis pennipes (Pall.)
Erythromma najas (Hansem.)
Ophiogomphus serpentinus (Charp.)
Cordulegaster annulatus (Latr.)
Orthetrum cancellatum (L.)
„ *brunneum* (Fonsc.)
Sympetrum vulgatum (L.)
„ *meridionale* (Selys)
„ *sanguineum* (Müller)
„ *pedemontanum* (Allioni)

Alle übrigen Libellen unserer Gegend sind empfindlicher gegen äußere Einflüsse und wählerischer in ihren Wohnorten als die bisher erwähnten Arten.

Das **Rheintal** im engsten Sinne (d. h. das Rheinbett und die Mündungen der Nebenflüsse) bewohnen die typischen Flußlibellen

Onychogomphus forcipatus (L.) und
„ *uncatus* (Charp.).

Der erstere ist bei Istein gefunden worden, die andere Art erwähne ich, weil ihr Vorkommen in unserem Gebiet wahrscheinlich ist. Ris (1896) meldet beide Arten gleichzeitig mit der seltenen Form *Gomphus simillimus* von Rheinau. In stillen Buchten des Rheins leben außer den aufgezählten Arten noch viele der über das ganze Gebiet vorkommenden Libellen.

Unsere reichste Region ist die **Rheinebene,** die mit ihren heißen Sommern und relativ milden Wintern eine stattliche Zahl wärmebedürftiger Arten beherbergt. 50 Libellen bewohnen dies Gebiet, davon sind 12 der Ebene eigentümlich, und zwar die Arten:

Ischnura pumilio (Charp.)
Agrion lindeni (Selys)
„ *ornatum* (Selys)
„ *mercuriale* (Charp.)
Gomphus flavipes (Charp.)
„ *vulgatissimus* (L.)
„ *pulchellus* (Selys)
Brachytron hafniense (Müller)
Aeschna isosceles (Müller)
„ *affinis* (Vanderl.)
Somatochlora flavomaculata (Vanderl.)
Anax parthenope (Selys).

3 Arten, die vorwiegend die Rheinebene bewohnen, wagen sich auch in die ins Rheintal mündenden Seitentäler hinein:

Lestes barbarus (Fabr.)
Aeschna mixta (Latr.)
Sympetrum fonscolombei (Selys)

Das **Hügelland** und der **Faltenjura** bilden ein Übergangsgebiet ohne eigenen Charakter. Dies beweist die Armut an Formen, die nur dieser Region eigentümlich sind. Einzig *Cordulegaster annulatus* (Latr.) kann mit einigem Recht hieher gezählt werden. Doch auch er steigt höher empor und bewohnt an günstigen Stellen auch den Saum der Rheinebene. Wohl wurde das seltene *Erythromma viridulum* nur im Jura gefunden, doch darf uns der vereinzelte Fundort (Lehmweiher bei Liestal) nicht verleiten, die Art der Jurafauna zuzuweisen, da sie an andern Orten auch aus dem Flachland bekannt ist.

Die Zahl der in dieser Zone lebenden Arten ist 34; also viel geringer als die der Rheinebene, eine Folge der Ungunst des Klimas und des Mangels an großen Gewässern.

Die **Hochmoore** im Jura wie im Schwarzwald sind das charakteristischste Gebiet unserer Gegend. Hier lebt eine Libellengesellschaft von 26 Arten, also noch weniger als im übrigen Jura, trotzdem größere Gewässer nicht selten sind. Die ausmerzende Strenge klimatischer Bedingungen spricht sich in dieser Zahl aus. Neben vielen Ubiquisten leben hier auf engem Raume die bereits geschilderten glazialen Faunentrümmer

Agrion hastulatum (Charp.)
Aeschna juncea (L.)
Somatochlora arctica (Zetterst.)
Leucorrhinia dubia (Vanderl.),

vier Arten, die mit einander vorkommen, soweit die Eiszeit in Europa ihre Spuren hinterlassen hat.

Hier muß die merkwürdige und ungeklärte Tatsache erwähnt werden, daß *Orthetrum coerulescens* (Fabr.) in meinem Untersuchungsgebiet nur aus den Hochmooren bekannt ist, wo sie sowohl Mory (1899) als Kleiber (1911) fingen. Sonst soll diese Art durchaus nicht selten sein, und, was besonders merkwürdig ist, sie meidet an andern Orten (Ris 1885) sogar die Torfgewässer! Zur Klärung dieser Funde sind faunistische Nachforschungen im Elsaß notwendig.

In unserer Fauna finden sich noch einige wenige Arten, über deren Zuweisung in eine oder mehrere der geschaffenen Regionen nicht ohne weiteres entschieden werden kann, da die Biologie dieser Tiere noch so wenig bekannt ist, daß man nicht nach den spärlichen Gelegenheitsfunden urteilen darf.

So wurde *Pyrrhosoma tenellum* (de Villers) in wenigen Exemplaren auf den Hügeln von Allschwil und im Jouxtal, also im Hochjura, gefangen; aber wir dürfen nicht vorschnell daraus folgern, daß diese Art dem Elsaß fehle. Dasselbe gilt, wie schon erwähnt wurde, von *Erythromma viridulum.* Ebenso wäre es verfehlt, nach den vereinzelten Funden von *Lestes virens* im Jungholz, im Jouxtal und im Elsaß zu behaupten, diese Art sei über unser ganzes Gebiet verbreitet.

Eine kleine Tabelle zeigt übersichtlich die wesentlichen Züge in der Verbreitung unserer Odonaten:

	Rhein	Rheinebene	Jura	Hochmoore
Gesamte Artenzahl:	16	50	34	26
Nur einer Region angehörend:	2	12	(1)	4 (5)

Mit aller Deutlichkeit zeigt diese Übersicht die isolierte Stellung des Rheins mit seiner artenarmen Flußfauna. Vor allem aber fällt der Reichtum der oberrheinischen Tiefebene und die rasche Abnahme der Artenzahl mit zunehmender Höhe auf; die Zahl der Libellen sinkt in 1000 m Höhe auf die Hälfte herunter. Der Charakter des Hügellands und des Faltenjura als Übergangsgebiet mit beträchtlicher Artenzahl, aber ohne typische Formen, tritt ebenfalls klar zutage.

6. Flugzeit der beobachteten Odonaten.

Zu den biologischen Artmerkmalen gehört auch die Flugzeit, und gerade sie zeigt die Gesetzmäßigkeit der biologischen Erscheinungen. Wie uns der stetige Wechsel im Blumenflor unserer Wiesen vom Fortschreiten der Jahreszeiten erzählt, so liest der Kundige auch am stetsfort sich ändernden Bild der

Libellenwelt unserer Weiher die eilige Flucht der Wochen und Monate ab. „Jahraus, jahrein, zu ganz bestimmten Zeiten, steigen die Nymphen der verschiedenen Arten, eine nach der andern aus dem Wasser und verwandeln sich“ (Wesenberg 1913). Nie wird die Reihenfolge der einzelnen Arten unterbrochen, wenn auch das Erscheinen der Libellen je nach Gunst oder Ungunst der Verhältnisse im einen Jahr etwas früher, im andern etwas später erfolgt, und wenn auch in milden Klimaten, wie in Italien, die Flugzeiten konstant früher beginnen als in nördlichen Gebieten.

In der beigefügten Tabelle (s. Anhang) sind die Flugzeiten der hiesigen Odonaten zusammengestellt worden; doch seien in wenigen Worten die wichtigsten Züge in der jahreszeitlichen Verteilung hervorgehoben.

Wenige Arten gehören das ganze Sommerhalbjahr hindurch zum Bild unserer Fauna, so *Calopteryx virgo* und *C. splendens, Agrion puella* und *Ischnura elegans.* Die meisten der mitteleuropäischen Odonaten sind Sommertiere, deren Imagines vom Juni bis zum August fliegen. Einzig *Lestes fuscus* erscheint im Spätsommer, übersteht den Winter als Imago und fliegt schon im Vorfrühling als erste Libelle an unseren Teichen. Echte Frühjahrsformen sind *Pyrrhosoma nymphula, Brachytron hafniense* und *Libellula depressa;* die letztere fliegt allerdings etwas länger als die andern. *Aeschna grandis, Ae. juncea* und *Ae. cyanea* sind Spätsommerarten, die bis zum Herbst ausdauern. Richtige Herbstformen sind alle unsere *Sympetrum*-Arten, nur *S. fonscolombei,* der afrikanische Wanderer, erscheint bei uns im Hochsommer. Auch *Aeschna mixta* tritt erst Ende August auf. Unsere letzten Libellen, die noch Ende Oktober an warmen Tagen auf hellen Wegen sich sonnen, sind jedes Jahr *Aeschna cyanea, Ae. mixta* und *Sympetrum striolatum.*

II. Experimenteller Teil.

Beitrag zur Frage der Anpassungsfähigkeit und Variabilität der Odonatenentwicklung.

Noch immer ist die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien (Ei—Larve—Imago) für viele Odonaten unbekannt, trotz der intensiven Arbeit von Needham, Tillyard und Wesenberg. Der Grund liegt vor allem in der Schwierigkeit, die Larven mancher Arten im Aquarium aufzuziehen. Wesenberg hat, um auf das Aquarium verzichten zu können, die Lebensgeschichte einzelner Arten dadurch entschleiert, daß er die natürlichen Wohnstätten der Larven jahrelang alle 14 Tage durchfischte. Auf diese Weise erhielt er ein recht genaues Bild vom Lebenszyklus vieler Formen. Diese Methode habe auch ich für mehrere Arten angewandt.

Die bisherige Arbeit hat ergeben, daß die meisten Zygoptera der gemäßigten Zone mit Ausnahme der zweijährigen Calopterygidae, einjährig sind, und daß zahlreiche Anisoptera drei und mehr Jahre brauchen, um ihren Lebenslauf zu vollenden. Für sehr viele Genera *(Gomphus, Libellula, Leucorrhinia)* ist man bis heute kaum über Vermutungen hinausgekommen.

Wir besitzen bereits manche Angaben über das Larvenleben der *Aeschninen,* aber noch immer bleibt es fraglich, ob diese Daten allgemein, also auch für nicht untersuchte Arten gültig seien, eine Frage, die nach meinem Empfinden allzuschnell bejaht wurde. Auch trugen manche Forscher im Bestreben, die „normale" Entwicklung für eine Art zu ermitteln, der Mannigfaltigkeit biologischer Erscheinungen nicht genügend Rechnung und vernachlässigten die Anpassungsmöglichkeiten einer Form unter wechselnden äußeren Bedingungen.

Die folgenden Untersuchungen möchten vor allem einen kleinen Beitrag zur Frage der Anpassungsfähigkeit und Variabilität der Odonatenentwicklung bieten. Es sei besonders betont, daß das Ziel nicht ein physiologisches, sondern ein biologisches war. Es sollte nicht etwa dargetan werden welche hohen oder tiefen Temperaturen von den Libellenlarven ohne Schädigung ertragen werden, oder z. B., welche Nährstoffe

ihre Entwicklung am raschesten fördern; dies wären physiologische Gesichtspunkte gewesen. Es kam vielmehr darauf an, durch Experiment und Beobachtung im Freien zu ermitteln, welche Entwicklungsmöglichkeiten einer Libellenlarve überhaupt offen stehen, unter den verschiedenen äußeren Einflüssen, die auf sie einwirken können. Sind diese biologischen Möglichkeiten einmal rein beschreibend festgelegt, so werden sich die mannigfachsten Probleme ergeben, für deren Erklärung die Physiologie fruchtbare Arbeit leisten kann.

Als Objekt für die Untersuchungen wurden die *Aeschninen* gewählt, weil die Beobachtungen über *Aeschna cyanea* die bisherigen Daten ergänzen konnten, vor allem aber auch, um in *Anax imperator* einen Vertreter des Genus *Anax* genauer zu schildern, was bisher nicht geschehen war.

Wir sind heute über das Leben einiger *Aeschna*-Arten genauer unterrichtet durch die Arbeiten Walkers (1912) und Wesenbergs (1913). Nach ihren Beobachtungen braucht

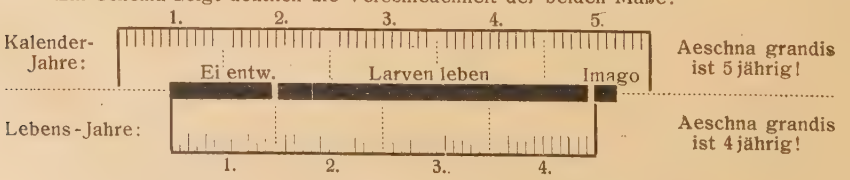
Aeschna grandis (L.)	4 Jahre zur Entwicklung[1])	(Wesenberg 1913)	
„ *viridis* (Eversm.)	3 „ „	„	„ „
„ *canadensis*(Walk.)	3 „ „	„	(Walker 1912)
„ *umbrosa* (Walk.)	3 „ „	„	„ „
„ *eremita* (Scudd.)	4 „ „	„	„ „

Für *Ae. viridis* und *Ae. grandis* hat Wesenberg festgestellt, daß die Eier überwintern. Auch Walker gibt an, daß er die jüngsten Stadien nie im Herbst, sondern immer im Frühjahr gefunden habe. Da die Eiablage im Spätsommer stattfindet, so ist auch für *Ae. umbrosa, canadensis* und *eremita* wahrscheinlich, daß die Eier den Winter überdauern.

---

[1]) Anmerkung. In der Angabe der Lebensdauer für mehrjährige Arten hat sich eine Ungenauigkeit des Ausdrucks eingeschlichen, indem die Zahl der Kalenderjahre, über die das Leben einer Spezies verteilt ist, mit der Zahl der tatsächlich durchlaufenen Lebensjahre, die doch allein das Alter des Tiers angeben, verwechselt wurde. So fragt Wesenberg (1913, pag. 385): „Warum braucht Aeschna grandis fünf Jahre zu seiner Entwicklung, Lestes dryas aber nur ein Jahr?“ Wesenberg vergleicht also hier die wahre Lebensdauer, die für Lestes dryas ein Jahr beträgt, mit der Zahl der Kalenderjahre, über die sich die Entwicklung von Aeschna grandis erstreckt. Diese zwei Maßstäbe sind ungleich und dürfen nicht miteinander verglichen werden; denn wenn die Kalenderjahre als Maß dienen, so erstreckt sich auch das Leben von Lestes dryas über zwei Jahre, er dürfte dann nicht einjährig genannt werden. Legt man umgekehrt die Lebenszeit zugrunde, so ist Ae. grandis nur vierjährig.

Ein Schema zeigt deutlich die Verschiedenheit der beiden Maße:



Die bis heute genauer untersuchten *Aeschna*-Arten überwintern also als Eier und erreichen im zweiten Winter nach der Eiablage Walkers Larvenstadium F, von dem aus noch drei Häutungen bis zur Imago führen. Walkers Stadien G und H werden bei dreijährigen Arten wie *Ae. viridis, canadensis* und *umbrosa* im nächsten Sommer, in dem auch die Imago fliegt, durchlaufen. Bei den vierjährigen Formen, wie *Ae. grandis* und *eremita* dauert einfach das letzte Stadium H noch ein ganzes Jahr aus, wie dies die folgenden Berichte belegen.

Wesenberg (1913) gibt an, daß die Larve von *Ae. grandis* im Herbst 40—42 mm lang wird, dann nur noch wenig wächst, ohne sich zu häuten, und im folgenden Sommer zur Imago wird. Dasselbe berichtet Walker (1912) von *Ae. eremita;* er fing im August 1910 zwei erwachsene Larven dieser Art, die sich den nächsten Winter über nicht häuteten. Hier verdient auch eine Beobachtung Rösels von Rosenhof (1749*!) wieder zu Ehren gezogen zu werden, der als Erster das lange Larvenleben von *Ae. grandis* kannte. Er fing im Frühsommer eine ausgewachsene Nymphe, die den Sommer und den ganzen nächsten Winter über lebte, aber vom Herbst bis zum Frühjahr nichts fraß und sich auch nicht häutete. Erst im folgenden Jahre verwandelte sie sich zur Imago.

Wir wissen also heute bestimmt, daß es unter unsern *Aeschna*-Arten drei- und vierjährige Formen gibt. Indessen liegen für australische Formen auch Angaben vor, die nicht mit europäischen Verhältnissen, soweit wir diese kennen, übereinstimmen. So nimmt Tillyard an, daß die Eier von *Aeschna brevistyla* sich in drei Wochen entwickeln und daß diese Art in einem Jahr aufwächst (1916b, pag. 62; 1917). Ebenso schreibt er (1916b, pag. 51), daß die Larven von *Austroaeschna longissima* noch im Herbst ausschlüpfen, die Eier also nicht überwintern.

Die Nichtbeachtung dieser Ungenauigkeit kann unliebsame Folgen haben. Finden wir z. B. bei uns die Lebenszeit von Ae. grandis nach dem untern Maßstab zu 4 Jahren und übernehmen die Angabe Wesenbergs ohne Nachprüfung, so müssen wir zum Schlusse kommen, daß die Art im Norden ein Jahr länger zur Entwicklung brauche. Dieser Schluß wäre sehr natürlich, aber er ist durchaus nicht der Ausdruck der Beobachtungen, sondern die Folge eines Mißverständnisses.

Aus einer andern Stelle bei Wesenberg geht die vierjährige Entwicklung von Ae. grandis klar hervor. Er schreibt (1913, pag. 384), daß das Larvenstadium 3 Jahre dauere; rechnet man dazu fast ein Jahr Entwicklungszeit für die überwinternden Eier und einige Wochen Flugzeit der Imago, so erhält man wenig mehr als 4 Jahre!

Die Verfänglichkeit des Ausdrucks, Aeschna sei drei- oder vierjährig, ist auch Walker aufgefallen. Er schreibt (1912, pag. 50), um diese Klippe des Mißverständnisses glücklich zu umgehen, nicht etwa: „Aeschna canadensis braucht 3 Jahre zur Entwicklung", sondern vorsichtiger: „Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei Ae. canadensis die Imago in der dritten Saison nach der Eiablage erscheint."

In meiner Arbeit lege ich zur Altersbezeichnung immer die Lebensjahre, nie die Kalenderjahre zugrunde.

Tillyards Angaben lassen darauf schließen, daß auch diese Art sich in einem Jahre entwickelt. Nach den Berichten über *Dendroaeschna conspersa* gibt es aber auch in Australien *Aeschninen,* deren Eier den Winter überdauern (1916b, pag. 43).

Für die nahverwandte Gattung *Anax* (Leach) sind die Meldungen spärlicher und widersprechender. So glauben Needham und Hart (1901*, pag. 7), daß *Anax* zwei Generationen im Jahr erzeuge, auch Brimley (1904*, pag. 136) nimmt an, daß *Anax junius* seinen ganzen Lebenslauf in weniger als sechs Monaten abschließen könne. Wesenberg (1913, pag. 381) sieht alle diese Angaben als höchst unwahrscheinlich an. Die Verwirrung wird dadurch vergrößert, daß Tillyard (1916b) für *Anax papuensis* eine zweijährige Entwicklung annimmt, während er 1917 alle *Anax*-Arten als einjährig bezeichnet.

Überblicken wir diese verschiedenen Anschauungen, so bleibt uns die Wahl zwischen zwei Entschlüssen. Entweder sind wir genötigt, zahlreiche Beobachtungen als ungenau oder falsch abzuweisen, oder wir müssen die heute vielfach herrschende Auffassung der Odonaten als „lebende Versteinerungen" aufgeben und ihren Jugendstadien eine große Anpassungsfähigkeit zubilligen. Wer sich mit der Biologie der Odonaten beschäftigt, wird unbedingt den letzteren Standpunkt vertreten. Wesenberg (1913, pag. 381) schreibt: „In warmen Sommern, wie 1911, wurden viele Nymphen noch im Juli und August ausgebrütet. Ich vermute, daß diese ihre Entwicklung um ein Jahr verkürzt haben. Doch bin ich dessen nicht ganz sicher." Walker (1912) spricht die Möglichkeit aus, daß die Verlängerung des Larvenlebens um ein Jahr vielleicht nur in nördlichen Gebieten eintreten müsse.

Diese Untersuchungen möchten dazu beitragen, die Frage, ob die Lebensdauer der Odonaten eine feste, starre Größe darstelle, oder ob sie von äußeren Faktoren modifiziert werde, aus dem Stadium bloßer Vermutungen herauszuheben und durch wenige Beispiele die Einwirkung der Umwelt zu illustrieren.

Zu diesem Zwecke wurde folgendes unternommen:

1. Die Entwicklung von *Anax imperator* und *Aeschna cyanea* ist bei uns im Freien möglichst genau festgestellt worden.
2. Die Larven der genannten Arten suchte ich im Laboratorium unter möglichst günstigen Bedingungen aufzuziehen, um zu ermitteln, ob sich dadurch die Entwicklungsdauer beeinflussen lasse.

1. Beobachtungen im Freien.

A. *Anax imperator* (Leach).

A. imperator wurde am Lehmweiher bei Liestal während zwei Jahren genau beobachtet, die erhaltenen Resultate dürfen als vollkommen gesichert gelten.

Die Art erscheint Ende Mai; den ganzen Juni und Juli hindurch, auch noch in den ersten Augusttagen, werden die Eier in Wasserpflanzen, treibendes Holz oder schwimmende Weidenruten eingestochen. Gegen Ende Juli fand ich beim Durchfischen der Elodeamassen zahlreiche winzige Lärvchen; anfangs August war der größte Teil der gefundenen Larven 8—10 mm lang, ja, einzelne Tiere maßen bereits 22—30 mm. Diese mittlere Larvengröße war schon Ende August die Regel, doch traf ich bis in den Herbst hinein noch kleinere Stadien, da die Eiablage sich über eine beträchtliche Zeit erstreckt. Im November fanden sich Larven von 24—45 mm in allen Zwischenstufen. Aber im nächsten Frühjahr holten die zurückgebliebenen Individuen rasch ein, was sie in der Winterruhe versäumt hatten. Auf Exkursionen gegen Ende März wimmelte es in den Netzen von den prächtigen, großen Nymphen. Selten fanden sich Tiere, die ihre volle Größe noch nicht erreicht hatten. Mitte Mai bis Anfang Juni steigen die Larven aus dem Wasser und die Flugzeit der Imago beginnt.

Anax imperator ist also bei uns einjährig; seine Eier entwickeln sich in zwei bis vier Wochen, das Larvenleben währt etwa zehn Monate und die Flugzeit der Imago dauert wenige Wochen.

B. *Aeschna cyanea* (Müller).

Ae. cyanea beobachtete ich von 1918—1920 am Birssumpf bei Tuggingen, wo sie sehr häufig ist. Da die Imagines erst im Juli auftreten, so erfolgt die Eiablage meist im August, seltener schon Ende Juli, und dauert bis in den September. Aber trotz eifrigen Suchens im Herbst und während des Winters konnte ich nie auch nur ein einziges der frühesten Larvenstadien entdecken. Die kleinsten Larven maßen mindestens 17 mm. Erst im Mai wimmelt plötzlich die Elodeazone des Weihers von kleinen Lärvchen. Da Wesenberg (1913) für die Eier von *Ae. viridis* die winterliche Wachstumsstockung nachgewiesen, und gezeigt hat, daß diese Art, sowohl wie *Ae. grandis* als Ei überwintert, so dürfen die obigen Befunde sicher dahin gedeutet werden, daß auch die Eier von *Ae. cyanea* bei uns den Winter überdauern.

Die Messungen an zahlreichen Larven, die zu allen Jahreszeiten, im Sommer wie im Winter gefangen wurden, ergeben folgenden Lebenslauf:

Die jungen Larven, die im Mai aus den überwinterten Eiern schlüpfen, erreichen im zweiten Winter nach der Eiablage eine Größe von ungefähr 17—20 mm. Sie haben dann 8 oder 9 Häutungen hinter sich. Den Winter über stockt das Wachstum, um erst unter den wärmenden Strahlen der Frühlingssonne wieder einzusetzen. In diesem Sommer macht die Larve nur 3 (oft auch 4) Häutungen durch, und ist zu Beginn des Winters etwa 30 mm lang, welche Größe dem Stadium F von Walker (1912) entspricht. Auf dieser Stufe wird die kalte Jahreszeit überdauert, und im Laufe des nächsten Sommers, des dritten nach der Eiablage, erreicht das Tier die volle Reife und verwandelt sich im Juli zur Imago.

Aeschna cyanea beansprucht also bei uns normalerweise drei Jahre, um ihren Lebenslauf abzuschließen; die Eientwicklung braucht etwa 9 Monate, das Larvenleben dauert 2 Jahre und 2 Monate, die Flugzeit der Imago wenige Wochen.

2. Aufzuchtversuche im Laboratorium.

Die Beobachtungen im Freien hatten gezeigt, wie sehr die Winterkälte das Wachstum der Aeschninenlarven zurückhält. Hier war also ein Angriffspunkt geboten, um durch Änderung der äußeren Umstände in den Entwicklungsgang der Tiere einzugreifen. Deshalb wurde eine Reihe von Experimenten unternommen, die zeigen sollten, ob sich die winterliche Wachstumsstagnation durch erhöhte Wassertemperatur ausschalten ließe, oder ob die Larven sich den ungewohnten Bedingungen nicht anzupassen vermöchten.

Die Versuche führte ich im Laufe des Winters und Frühjahrs 1919/20 aus. Da nämlich infolge der Kriegsteuerung und der Sparmaßnahmen jede längere Heizgelegenheit außer der kalten Jahreszeit aufhörte, so war man darauf angewiesen, die Heizkörper der Warmwasserheizung unseres Instituts während des Winters zu benützen. Dies war wohl nicht die ideale Heizanlage, aber sie bot immerhin Gelegenheit, erhöhte Temperaturen auf die Larven wirken zu lassen. Als gegen Ende April 1920 nicht mehr geheizt werden durfte, erlaubte mir Herr Prof. G. Senn, meine Aquarien im Warmhaus des botanischen Gartens unterzubringen. Es sei ihm nochmals für seine Bereitwilligkeit herzlich gedankt, wie auch Herrn Obergärtner Schenk für die Sorge, die er zu meinen Zuchtgläsern trug.

In den Warmhäusern war die Wassertemperatur ziemlich konstant 21—25° C., während sie auf den Heizkörpern von ca. 18—35° C. schwankte, aber im Mittel auch etwa 25° betrug. Parallelversuche mit Larven in kühleren Räumen, sowie zahlreiche Experimente über den Einfluß erhöhter Temperaturen (bis 45°) zeigten bald, daß für die untersuchten Anax- und Aeschnalarven das Optimum bei ca. 21—25° liege. Sinkt im Winter die Wassertemperatur unter 8°, so werden die Tiere ungemein träge, sie fressen sehr wenig, selbst bei Nahrungsüberfluß, und häuten sich natürlich auch nicht.

Den Larven, die ich optimalen Temperaturen aussetzte, wurde auch reichliches Futter geboten. Der Mangel an Nahrung ist der Hauptgrund außer der meist zu tiefen Aquariumstemperatur, wenn Aufzuchtversuche im Laboratorium oft nicht gelingen wollen, oder wenn sich die Entwicklung stark verzögert (siehe auch S. 37: Kritik der Versuche Balfour-Browns). Täglich reichte ich jeder Larve einen Regenwurm von ca. 6 cm Länge, den sie immer gierig verschlang, ältere Tiere erhielten noch längere Stücke, oft wurde sogar zweimal täglich gefüttert. Wer im Freien gesehen hat, welche Überfülle von Beutetieren unsern Larven in ihren heimischen Weihern ständig zur Verfügung steht, der weiß, daß reichliche Nahrung zum Gelingen der Aufzucht unbedingt nötig ist.

*A. **Anax Imperator** (Leach).*

Im Sommer 1920 wurden Versuche mit Anaxeiern angestellt, um die Einwirkung der äußeren Faktoren auf diesem Stadium zu ermitteln. Es ergaben:

1. Eier, die in diffusem Zimmerlicht bei ca. 19° C. gehalten wurden, nach 29 Tagen Larven
2. Eier, die für einige Stunden täglich von direktem Sonnenlicht bestrahlt wurden, wobei die Temperatur des Wassers bis 30° C. stieg, nach 12 „ „
3. Eier, die im Warmhaus bei direktem Sonnenlicht und ziemlich konstanter Temperatur von 22 bis 25° gehalten wurden, schon nach 10 „ „

Diese Experimente zeigen den entwicklungsfördernden Einfluß von Licht und Wärme innerhalb gewisser Grenzen deutlich.

Im Winter 1919/20 wurden am 9. Januar 2 Anaxlarven von etwa 35 mm Länge, die bis dahin in Wasser von 8—10° gelebt hatten, der erhöhten Heizungstemperatur ausgesetzt. Temperatur und Nahrungsverhältnisse waren die oben dargestellten.

Am 1. Februar häutete sich die eine, am 5. die andere Larve; beide waren jetzt prächtig dunkelgrün und schwarz gezeichnet. Die nunmehr ausgewachsenen Tiere fraßen von da an fast täglich zwei Würmer bis zum 1. März. Von diesem Tag

an hörte die eine auf zu fressen, und da ich hoffte, sie würde sich verwandeln, bot ich ihr durch einen Stab Gelegenheit, aus dem Wasser zu steigen. In der Tat kletterte sie am 8. März empor und lag dann regungslos da, Kopf und Thorax in der Luft, wie dies alle Larven vor der Verwandlung tun. Am 9., um 9 Uhr morgens, verließ sie ihre Larvenhülle. Das Tier war fast ausgefärbt, nicht blaß, wie die im Freien ausschlüpfenden Imagines, sondern der Thorax war prächtig grün und das Abdomen strahlte hellblau und trug bereits die schwarze Zeichnung. Diese weit vorgeschrittene Färbung war offenbar wie die intensiveren Farben mancher Sommerformen und Wärmeaberrationen bei Schmetterlingen eine Folge der erhöhten Temperatur, unter der die Larve gereift war; man sah schon unter der Nymphenhaut die Farben der Imago durchleuchten, wie ich dies stärker nur bei Larven von *Pyrrhosoma nymphula* beobachtet habe (siehe biologische Systematik).

Wenige Tage später, am 14. März, verwandelte sich auch das zweite Tier, ebenso prächtig gefärbt wie das erste. 2 Monate Warmkultur hatten genügt, um die beiden Larven, die seit dem Oktober in lethargischer Winterruhe gelebt hatten, zu erwachsenen Libellen zu entwickeln. Eine dritte Anaxlarve ging bei einer allzustarken Temperaturschwankung ein.

1920 wurde eine Larve von *Anax imperator* vom Ei an aufgezogen, wobei vor allem für reichliches Futter gesorgt wurde. Während des Sommers lebte das Tier unter Temperaturbedingungen von 18—22° C., die den im Freien möglichen nachstanden. Erst vom 20. Oktober an wurde die Larve der optimalen Temperatur von ca. 25° C. ausgesetzt. Nachstehend folgen die Daten der einzelnen Häutungen:

Stadium und Datum:		Äußere Bedingungen:
Eiablage	10. Juni 1920	Ei täglich mehrere Stunden in direktem Sonnenlicht, wobei die Temperatur bis 30° stieg.
Prolarve	22. „ „	Diffuses Licht, Temperatur ca. 18—22°, Fütterung mit Entomostraken.
1. Larvenstadium	22. „ „	
2. „	25. „ „	
3. „	30. „ „	
4. „	3. Juli „	
5. „	8. „ „	
6. „	15. „ „	
7. Larvenstadium	23. Juli 1920	
8. „	10. Aug. „	Von nun an tägliche Fütterung mit kleineren Regenwürmern.
9. „	22. „ „	
10. „	9. Sept. „	
11. „	5. Okt. „	Vom 20. Oktober an Heizungstemperatur von ca. 25°.
12. „	19. Nov. „	
Imago	2. Jan. 1921	

Die ausschlüpfende Imago war wie ihre Vorgänger prächtig gefärbt; sie hatte sich, wie alle Anax-Larven im Aquarium wie im Freien in den frühen Morgenstunden verwandelt. Obschon die Larvenstadien 1—11 in unteroptimaler Temperatur durchlaufen wurden, konnte dieses Versuchstier seine Entwicklung in nicht ganz 7 Monaten abschließen. Es ist also nicht mehr daran zu zweifeln, daß unter günstigen klimatischen Bedingungen *Anax* sich in einem halben Jahr entwickeln kann, d. h. event. 2 Generationen zu erzeugen vermag.

*B. **Aeschna cyanea** (Müller).*

Ermutigt durch dieses Ergebnis, begann ich dieselben Versuche mit Larven von *Ae. cyanea.* Vom Januar bis zum Mai 1920 wurden 11 Larven bei erhöhter Temperatur und Nahrungsüberfluß aufgezogen. Diese Experimente litten unter den ungenügenden Versuchsbedingungen. Die Temperatur auch nur einigermaßen konstant zu halten, war bei der Benützung der Zentralheizung fast ausgeschlossen, ab und zu stieg die Wärme sehr stark an, manchmal bis auf 40°. Wenn nun die Aquarien auch sogleich von der Heizung entfernt wurden, so bedeutete doch schon eine kürzere Einwirkung so hoher Wärmegrade eine starke Schädigung. Dies ist der Grund, weshalb 5 von 11 Versuchstieren eingingen. Sobald die Larven im Warmhaus des botanischen Gartens in konstanter Temperatur lebten, gediehen sie viel besser; während der Zeit, da die Zentralheizung benützt wurde, verlor ich 4 Tiere, im Warmhaus nur eines, das beim Versuch, sich zu häuten, zugrunde ging. So machte sich die hemmende Wirkung der zahllosen Kriegsmaßnahmen auch bei der Durchführung dieser Versuche geltend.

Die übrigen 6 Larven gediehen aber trotz der wechselnden Temperatur vorzüglich, 4 davon verwandelten sich in Imagines; die letzten 2, kräftige reife Nymphen, hätten dies zweifellos auch getan, hätte ich nicht die Versuche im Juni abbrechen müssen.

Die beigefügte Tabelle unterrichtet genauer über den Verlauf der einzelnen Experimente. Eine auffällige Erscheinung sei indessen besonders hervorgehoben. Unter dem belebenden Einfluß der erhöhten Temperatur werden die Häutungsstufen, die vom 17 mm- zum 25 mm-Stadium und vom 25 mm- zum 30 mm-Stadium führen, relativ rasch durchlaufen; zwischen den beiden ersteren Stadien liegen 9—12 Tage, die letzteren werden in 5 Fällen durch 8—11, nur bei 3 Larven durch 21—29 Tage getrennt. Die Stufe von 30 mm zu 40 mm Länge, also das Intervall zwischen Walkers Stadien F und G hingegen dauert unter

den gleichen äußeren Bedingungen viel länger als die vorhergehenden und auch länger als die nachfolgenden Häutungsstufen. Meine Versuche ergaben je **21, 25, 37, 39** und **47** Tage. Wie aus den Beobachtungen im Freien hervorgeht, überwintern die Larven von *Ae. cyanea* im zweiten Winter nach der Eiablage auf dem Stadium F (seltener auf G); dasselbe gilt nach Wesenberg (1913) und Walker (1912) für die bisher untersuchten Aeschninen der nördlichen Hemisphäre. Es ist im Zusammenhang mit dieser Tatsache interessant, zu sehen, wie selbst optimale Umstände das ursprüngliche Verhalten nicht ganz zu unterdrücken vermögen, sondern daß auch dann noch das Stadium der Winterruhe länger andauert als die übrigen Häutungsintervalle, obschon ein äußerer Anlaß, die wachstumshemmende Winterkälte, wegfällt.

Übersicht über die Temperaturversuche an Aeschna cyanea.

Stadium	Versuch Nr. 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
17 mm (ca.)								5. II. Beginn 12		28. II. Beginn 9	28. II. Beginn 12
25 mm	28. II. Versuchsbeginn 11	2. III. Beginn 8				7. II. Beginn 23	2. III. Beginn 8	17. II. 10	28. II. Beginn 11	8. III. 29	11. III. 21
30 (32) mm Normales Stadium der **Winterruhe**	10 III. **Larve tot**	10. III. **Larve tot**				1. III. **Larve tot**	10. III. **39**	27. II. **37**	10. III. **47**	7. IV. **21**	1. IV. **25**
35 mm			16. III. Beginn 12		25. III. Beginn 16		19. IV. **Larve tot**	4. V. 12	26. IV. 29	28. IV. 14	26. IV. 12
40 (42) mm			28. III. 13	16. III. Beginn 25	10. IV. 35			16. V. Versuch am 5. VI. abgebroch. Larve sehr kräftig	25. V. **Larve tot**	12. V. Versuch am 5. VI. abgebroch. Larve sehr kräftig	8. V. 25
Imago			**10. IV.**	**10. IV.**	**15. V.**						**2. VI.**

Die Zahlen im oberen Teil eines Feldes geben das Datum der Häutung an; die große Ziffer in der Mitte bezeichnet die Anzahl der Tage, die das betreffende Häutungsintervall gedauert hat.

Die Versuchsergebnisse an *Ae. cyanea* sind folgende: Larven von 17 mm Länge entwickelten sich unter dem Einfluß der Warmkultur in drei Monaten und wenigen Tagen zu Imagines. Larven von 35 mm und reife Nymphen verwandelten sich schon nach einem Monat Warmkultur in fertige Libellen.

Die Aufzucht von *Anax imperator* zeigt, daß diese bei uns einjährige Art ihre Verwandlung in viel kürzerer Zeit beendigen kann. Wenn eine Larve von 35 mm sich in zwei Monaten zur Imago entwickeln läßt, nachdem ihr Wachstum vom Oktober bis zum Januar durch tiefe Temperaturen gehemmt war, so ist es ganz gewiß, daß unter optimalen Bedingungen die Art in weniger als sechs Monaten ihren Lebenszyklus abzuschließen vermag. Unter bestimmten klimatischen Bedingungen erscheint es somit wohl möglich, daß Anaxarten zwei Generationen im Jahr erzeugen können.

Das Larvenleben von *Aeschna cyanea* dauert bei uns im Freien 26 Monate. Die jungen Larven von 17 mm, mit denen experimentiert wurde, waren bei Versuchsbeginn etwa 7—8 Monate alt und wurden durch Optimalaufzucht in weiteren 6 Monaten zu Imagines entwickelt. Statt 26 Monate währte das Larvenstadium für die Versuchstiere nur deren 14. Die ganze Entwicklung von *Ae. cyanea* braucht im Freien 3 Jahre, sie wurde durch den Einfluß von Nahrung und Wärme schon in 23 Monaten, also in nicht ganz 2 Jahren durchlaufen. Dabei waren aber weder die Eier, noch die jüngsten Larvenstadien den optimalen Verhältnissen ausgesetzt worden. Es dürften sich aber sicher Bedingungen finden lassen, welche die Entwicklungsstockung der Eier zu Beginn des Winters aufheben. [In dieser Hinsicht ist die Mitteilung Tillyards (1917) von Bedeutung, daß die Eier von *Ae. brevistyla* (Ramb.) sich in 3 Wochen entwickeln.] Hält man dann schon die jüngsten Larvenstadien unter optimalen Umständen, so ist anzunehmen, daß auch *Ae. cyanea* in einem Jahr reifen kann, wie dies bei uns für *Anax imperator,* in Australien für *Ae. brevistyla* der Fall ist. Leider waren mir Versuche in diesem Umfang infolge der Sparmaßnahmen der Kriegszeit nicht möglich, spätere Untersuchungen werden vielleicht diese Schlüsse bestätigen können.

Im Anschluß an die Darstellung der Zuchtversuche bei erhöhter Temperatur muß auf eine Versuchsreihe eingegangen werden, die F. Balfour-Brown (1909) unternommen hat, und die in mancher Hinsicht meine Ergebnisse ergänzt.

F. Balfour-Brown hielt in Norfolk (Südengland) eine Anzahl von Agrionidenlarven während des Winters in Wasser von 19° C., was Häutungsbeschleunigung zur Folge hatte. Aber obschon diese Temperatur vom Dezember an einwirkte, schlüpften die Imagines erst vom April bis zum Juli des nächsten Jahres aus. Das interessanteste Ergebnis der Versuche aber ist dies, daß Larven, die während des Winters der normalen Laboratoriumstemperatur ausgesetzt waren und vom Frühsommer an in Wasser von 19° lebten, fast zwei volle Jahre zur Entwicklung benötigten. Die eine verwandelte sich in **624**, die andere in **634** Tagen nach dem Verlassen des Eis zur Imago.

Es ist ein Mangel der Balfour-Brown'schen Experimente, daß sie nicht durch Beobachtungen im Freien kontrolliert wurden. Denn zur Beurteilung der Laboratoriumsbedingungen ist es unumgänglich nötig, daß uns die normale Entwicklungsdauer der untersuchten Objekte bekannt sei. Nach den jetzigen Erfahrungen sind die Agrioniden Mitteleuropas einjährig, und dies dürfte wohl auch für den ozeanisch milden Süden Englands zutreffen. Von diesen Voraussetzungen ausgehend, möchte ich versuchen, die Experimente Balfour-Browns mit den meinigen zu vergleichen; dabei darf natürlich nicht vergessen werden, daß seine Beobachtungen an Agrioniden, die meinigen aber an Aeschniden gemacht wurden.

Der englische Forscher war überzeugt, daß die konstante Wasserwärme von 19° für seine Larven eine ausnehmend günstige gewesen sei. Zu diesem Schlusse berechtigte die Häutungsbeschleunigung, die er im Winter bei dieser Temperatur beobachtete. Wenn aber die Tiere auch im Sommer unter diesen Bedingungen leben mußten, so kehrte sich das Verhältnis um: was im Winter ein Vorzug gewesen war, wurde nunmehr zum Nachteil. Dies entging Balfour-Brown, und doch ist gerade dieser Umstand zum Verständnis seiner Versuche sehr wichtig. Denn, wenn man seine Zuchtbedingungen als günstige bewertet, so müssen auch die erhaltenen Entwicklungsdaten als kurz bemessen werden. Man kommt also zum Schluß, daß unsere Agrioniden im Freien oft zweijährig sein müssen, was den Tatsachen niemals entspricht.

Daß die Entwicklungsdauer der untersuchten Agrioniden, die während des Winters bei 19° gehalten wurden, doch 10 Monate (die Eientwicklung von 4 Wochen nicht eingerechnet) betrug, sich also nur wenig von der normalen unterschied, ist einzig darauf zurückzuführen, daß die Temperatur von 19° noch unter

der optimalen liegt. Als Optimum habe ich für die untersuchten Aeschninen 21—25° gefunden, ich glaube, daß diese Grenzen auch für viele Agrioniden gelten.

Was die beiden Fälle von zweijähriger Entwicklung betrifft, so ist es sicher, daß hier die Versuchsbedingungen nicht nur hinter den optimalen, sondern auch hinter den normal im Freien gebotenen zurückblieben. Die Laboratoriumstemperatur, in der die Larven den Winter durch lebten, war wohl etwas höher, als sie gleichzeitig in der Natur gewesen wäre. Wenn aber vom Frühsommer an die Tiere im Brutkasten bei 19° gehalten wurden, so blieb diese Wärme weit hinter derjenigen zurück, die auf die Odonatenlarven den Sommer über im Freien einwirkt. Hier erreicht das Wasser an der Oberfläche oft genug 25—30° und selbst mehr![1])

Diese Tatsachen zeigen, daß die beiden Agrionlarven während ihrer ganzen Entwicklung nie in optimalen Lebensumständen lebten, und es ist darum nicht zu verwundern, daß sie fast zwei volle Jahre brauchten, um ihren Lebenslauf zu vollenden.

Die mitteleuropäischen Agrioniden leben im Freien für einen beträchtlichen Teil des Jahres, und während dieser Zeit fast täglich mehrere Stunden in optimalen Verhältnissen. Diese kurze Zeit genügt, um den bei niedriger Temperatur sehr trägen Stoffwechsel der Tiere so zu beschleunigen, daß bei der Nahrungsfülle unserer Teiche der Lebenszyklus in einem Jahre abgeschlossen werden kann.

---

[1]) Welche ungemein günstigen Bedingungen die Libellenlarven und die Wasserinsekten überhaupt an einzelnen Orten vorfinden, zeigen die interessanten Beobachtungen Wesenbergs (1912*) an südexponierten Buchten dänischer Seen und Teiche. Er stellte fest, daß vor allem in dunklen Moorgewässern, die mit Rasen von Sphagnum und Amblystegium erfüllt waren, die gegen Süden geneigten Ufer auffallende thermische Ausnahmebedingungen aufwiesen. Ende März schon war das Wasser in den besonnten Torfmoospolstern 12°, während die Lufttemperatur bloß 2° betrug. Im April wurde im Schatten 10° gemessen, an den südexponierten Buchten 22—23°; im Sommer blieb an manchen schattigen Uferstellen die Wärme 18°, während sie in der Sonne im Litoral auf 35—38° (!) stieg. Über den Einfluß so günstiger Umstände auf die Fauna sagt Wesenberg (1913, pag. 387): „Diese windgeschützten Sonnenseiten, die sich im allgemeinen mit einer herrlichen Vegetation bedecken, sind die Aufenthaltsorte mehrerer südlicher Typen, die eben bei uns ihre Nordgrenze haben und in unserm Klima nur auf diesen milden Plätzen günstige Lebensbedingungen finden können. Nicht die Art der Vegetation, nicht die Tiefe des Wassers, nur die wärmere Lage und der Schutz gegen die Winde bedingen bei uns das Vorkommen dieser Tiere.

Unter den Odonaten gehören hieher *Epitheca bimaculata, Leucorrhinia caudalis* und *Somatochlora flavomaculata,* alle große Seltenheiten."

(1912*, pag. 297) findet sich die Stelle: „Für alle diese Formen kommt es darauf an, bis aufs Äußerste alle diese Wärmemengen auszunützen, welche ihnen zugeführt werden."

Vergleichen wir diese Daten mit den Versuchsbedingungen Balfour-Browns, der mit 19° C. Entwicklungsbeschleunigung zu erzielen dachte, so geht ohne weiteres hervor, daß seine Laboratoriumstemperaturen die in freier Natur auftretenden nicht erreichten.

Die Experimente Balfour-Browns ergänzen die meinigen insofern, als sie zeigen, daß unteroptimale Entwicklung eventuell eine sonst einjährige Art zu zweijährigem Leben nötigen kann; während meine Versuche beweisen, daß günstige Bedingungen einen gewöhnlich dreijährigen Zyklus in zwei Jahren zum Abschluß bringen können.

Die eben dargestellten Untersuchungen zeigen deutlich, in wie hohem Maße der Lebensgang der Odonaten von außen beeinflußt werden kann. Spätere Forschungen werden vielleicht zeigen, daß es unter den Libellen allerdings „lebende Versteinerungen", konservative Typen gibt, deren Lebenslauf sich nur in engen Grenzen modifizieren läßt. Die nordisch-alpinen Glazialrelikte sind wahrscheinlich solche Arten, denn nicht umsonst sind sie an enge Räume, an Orte von ganz bestimmtem oekologischem Gepräge gebunden.

Aber neben solchen Formen gibt es andere Gruppen, unter deren oft archaisch anmutenden Gestalt sich eine jugendliche Anpassungsfähigkeit verbirgt. Dies sind die Libellen, die sich über weite Kontinente hin verbreiten. Daß die kosmopolitische Gattung *Aeschna* fast alle Erdteile erobert und besiedelt hat, verdankt sie der Schmiegsamkeit, mit der viele ihrer Arten den Forderungen der jeweiligen Umwelt nachzugeben vermögen. So leben in Australien einjährige Arten (wie *Ae. brevistyla*), die holarktische Region bewohnen zahlreiche Formen, die ihr Leben auf 3 Jahre ausdehnen, es aber auch in kürzerer Zeit abschließen können, wie die Versuche für *Ae. cyanea* erwiesen haben. Manchen Aeschninen ist das Leben im hohen Norden nur möglich, weil sie ihre Entwicklung um ein volles Jahr verlängern können.

Die Erscheinung, daß das Nymphenstadium noch fast ein ganzes Jahr lebt, ist in Dänemark an *Ae. grandis* im Freien von Wesenberg (1913) beobachtet worden. Dieses Verhalten ist sicher eine Folge der äußeren Bedingungen. Die langen harten Winter setzen den Stoffwechsel der Libellenlarven stark herab, sodaß die Tiere inmitten der Nahrungsfülle, die ihnen unsere Weiher auch im Winter bieten, fast nichts mehr fressen. Regungslos hängen sie an den Wasserpflanzen und reagieren schon bei Temperaturen von 8° oft kaum auf direkte Berührung, während sie sonst schon hastig davonschießen, wenn nur das Wasser sich bewegt. Das Wachstum stockt den ganzen Winter über, um erst vom April an wieder einzusetzen. Wird unter

solchen Hemmungen bei manchen Arten das letzte Larvenstadium erst zu Beginn des Winters erreicht, wie Wesenberg für *Ae. grandis* angibt (1913, pag. 381), so ist die Nymphe gezwungen, zu überwintern. Erst wenn der nächste Sommer kommt, können sich die tiefgreifenden Umbildungen vollziehen, die aus der Larve die Imago hervorgehen lassen.

Daß solche Anpassungen weiter verbreitet sind, zeigt das Beispiel von *Octogomphus specularis,* einem Flußbewohner des Felsengebirgs. Kennedy wies 1917 (pag. 575) nach, daß alle Imagines dieser Art im Mai erscheinen. Die Larven der Generation, die im nächsten Jahr fliegen wird, erreichen bereits im August die volle Größe und leben als reife Nymphen noch fast ein ganzes Jahr, um sich im nächsten Frühjahr zu verwandeln.

Überblicken wir das Wenige, was heute über die Lebensdauer der Odonaten bekannt ist, so treten doch aus diesen dürftigen Nachrichten einige Züge deutlich hervor, die zur richtigen Einschätzung der biologischen Verhältnisse der Libellen beitragen dürften. Einmal ist es für viele Arten sicher, daß ihre Entwicklungsdauer nicht eine starre Größe ist, sondern durch Umweltsbedingungen beeinflußt wird. Ferner dürfen wir annehmen, daß die lange Lebenszeit mancher Odonaten nur eine Anpassung an dauernd oder periodisch ungünstige Umgebungen darstellt, eine Anpassung, die freilich von vielen Formen so tiefgreifende innere Umgestaltungen verlangt hat, daß diese Arten heute einseitig und wenig schmiegsam geworden sind.

Arten, die sich an dauernd ungünstige Verhältnisse gewöhnt haben, sind die Libellen der fließenden Gewässer, vor allem der Gebirgsbäche *(Calopterygidae, Gomphinae, Cordulegasterinae).* Die Vertreter aller dieser Gruppen sind bei uns mindestens zwei-, oft sogar drei- oder vierjährig. Ist es nicht bezeichnend, daß, während alle unsere Teich-Zygoptera einjährig sind, die beiden einzigen Arten dieser Unterordnung, die rasch fließende Bäche bewohnen, *Calopteryx virgo* und *C. splendens,* zwei Jahre zur Entwicklung benötigen?

Daß die Odonaten auch an periodisch wiederkehrende ungünstige Verhältnisse, wie sie der Winter der gemäßigten Zone bringt, sich oft durch Lebensverlängerung anpassen, zeigen die ausführlich beschriebenen Entwicklungsgänge der nördlichen Aeschninen.

Die ganze Mannigfaltigkeit der biologischen Möglichkeiten, alle die zahlreichen Wege, die den Odonaten zur Erhaltung und zur weiten Verbreitung über heiße, gemäßigte und kalte Zone

hin offen stehen, können erst offenbar werden, wenn auch die tropischen Länder in den Bereich unserer Kenntnis getreten sind. Erst Studien in jenen begünstigten Gebieten werden das allzu stark eingewurzelte Vorurteil beseitigen können, als seien die durch zahlreiche Beispiele belegten europäisch-amerikanischen Befunde die „Normalfälle", denen die heute noch spärlichen tropischen Beispiele gern als „Spezialfälle unter besonderen Umständen" entgegengestellt werden.

Es wird sich zeigen, daß wir von den reichen Entfaltungsmöglichkeiten der Odonaten in tropischen und subtropischen Regionen ausgehen müssen, wenn wir für das Leben der Libellen unter unserem Himmelstrich ein tieferes Verständnis gewinnen wollen.

III. Biologischer Teil.

Beitrag zu einer biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen.

Seit Swammerdam (1637—1685) die Formen der Metamorphose zur grundlegenden Einteilung der Insekten verwendet hat, sind nur wenige andere biologische Merkmale systematisch verwendet worden.

In der Ordnung der Odonaten scheidet schon Linné (1758) die beiden Unterordnungen der *Zygoptera* und der *Anisoptera* unter anderem durch die verschiedene Ruhelage der Flügel, ein Charakteristikum, das auch von späteren Systemen (Ris 1885, Tümpel 1901*) übernommen wurde. Ris hat aber 1885 auch die auffällig konstante Flugzeit der einzelnen Art sowie das Vorkommen an bestimmten Gewässern zur Kennzeichnung der Formen verwendet und hat so das Feld vorbereitet für die allseitige Berücksichtigung biologischer Erscheinungen.

Eine sichere Basis schufen die „Odonatenstudien" Wesenbergs (1913), welche die reiche Mannigfaltigkeit im Modus der Paarung und der Eiablage der Libellen aufdeckten. Diese Arbeit ist auch die Grundlage meiner Untersuchungen. Wesenberg hat schon die biologische Literatur möglichst vollständig berücksichtigt, um nicht auf Grund lokaler Beobachtungen verfrühte allgemeine Schlüsse zu ziehen. Ebenso habe auch ich dem Literaturstudium viel Zeit gewidmet und insbesondere alle seit 1913 erschienenen Arbeiten durchgesehen. Dies war mir vor allem durch die freigebige Hilfe von Herrn Dr. F. Ris möglich, dem ich hier nochmals herzlich danken möchte. In erster Linie haben die Studien Kennedys (1915—17) im amerikanischen Felsengebirge und die Arbeiten Tillyards seit 1913 unser Wissen erweitert.

Wie bereits Wesenberg (1913) nach der Lebensschilderung der einzelnen Arten die für die Gattungen typischen biologischen Züge zusammenfaßt, so wird in diesem Beitrag versucht, die biologischen Merkmale der systematischen Einheiten zu ermitteln. Ist dies auch bei den Lücken in unserm Beobachtungsmaterial

nicht immer möglich, so können wir doch vielleicht das Bild, das der dänische Biologe entworfen hat, in manchen Einzelheiten ergänzen und schärfer zeichnen.

In der systematischen Anordnung folge ich Ris (1909*), denn die biologische Systematik wird erneut beweisen, wie natürlich und folgerichtig die Gruppierung der Odonaten aufgebaut ist, an der so hervorragende Forscher von de Selys und Hagen bis auf Martin und Ris gearbeitet haben.

Der kürze halber sind die Daten, die sich auf die Flugzeit in unserm Gebiet beziehen, in einer Tabelle am Schluß der Arbeit zusammengestellt. Auch wird nur die Biologie der Arten ausführlicher behandelt, die ich eingehend beobachtet habe, da doch die anschaulichen und ausführlichen Schilderungen Wesenbergs die Grundlage sein werden, auf die jeder zurückgreifen muß, der sich mit der Biologie der Libellen befaßt.

Verzeichnis
der in der Umgebung von Basel gefundenen Odonaten.

Unterordnung ZYGOPTERA.

Fam. Calopterygidae
Calopteryx
C. virgo (L.)
C. splendens (Harris)

Fam. Agrionidae
Subfam. Lestinae
L. fuscus (Vanderl.)
L. virens (Charp.)
L. barbarus (Fabr.)
L. viridis (Vanderl.)
L. dryas (Kirby)
L. sponsa (Hansem.)

Subfam. Agrioninae
Platycnemis
P. pennipes (Pall.)

Ischnura
J. elegans (Vanderl.)
J. pumilio (Charp.)

Enallagma
E. cyathigerum (Charp.)

Agrion
A. lindeni (Selys)
A. pulchellum (Vanderl.)
A. ornatum (Selys)
A. mercuriale (Charp.)
A. hastulatum (Charp.)
A. puella (L.)

Erythromma
E. najas (Hansem.)
E. viridulum (Charp.)

Pyrrhosoma
P. nymphula (Sulzer)
P. tenellum (de Villers)

Unterordnung ANISOPTERA.

Fam. Aeschnidae

Subfam. Gomphinae

Gomphus

G. flavipes (Charp.)
G. pulchellus (Selys)
G. vulgatissimus (L.)

Ophiogomphus

O. serpentinus (Charp.)

Onychogomphus

O. forcipatus (L.)
O. uncatus (Charp.)

Subfam. Cordulegasterinae

Cordulegaster

C. annulatus (Latr.)
C. bidentatus (Selys)

Subfam. Aeschninae

Brachytron

B. hafniense (Müller)

Aeschna

Ae. grandis (L.)
Ae. juncea (L.)
Ae. mixta (Latr.)
Ae. affinis (Vanderl.)
Ae. cyanea (Müller)
Ae. isosceles (Müller)

Anax

A. imperator (Leach)
A. parthenope (Selys)

Fam. Libellulidae

Subfam. Cordulinae

Somatochlora

S. metallica (Vanderl.)
S. arctica (Zetterst.)
S. flavomaculata (Vanderl.)

Cordulia

C. aenea (L.)

Subfam. Libellulinae

Orthetrum

O. coerulescens (Fabr.)
O. brunneum (Fonsc.)
O. cancellatum (L.)

Libellula

L. quadrimaculata (L.)
L. depressa (L.)

Sympetrum

S. striolatum (Charp.)
S. vulgatum (L.)
S. fonscolombei (Selys)
S. flaveolum (L.)
S. meridionale (Selys)
S. pedemontanum (Allioni)
S. depressiusculum (Selys)
S. sanguineum (Müller)
S. danae (Sulzer)

Leucorrhinia

L. dubia (Vanderl.)

Unterordnung ZYGOPTERA.

Familie Calopterygidae. *Genus Calopteryx* (Leach 1815).

Calopteryx virgo (L.).

C. virgo ist über unser ganzes Gebiet verbreitet, soweit fließendes Wasser vorkommt. Wenn ihre Larven auch ausnahmsweise in stehendem Wasser gefunden werden, so sind sie doch meist auf sauerstoffreiche Bäche und Flüsse angewiesen.

Die Paarung hat Wesenberg (1913) beobachtet. Ich kann nach genauen Beobachtungen bestätigen, daß die Füllung der äußeren Genitalien des Männchens bei *C. virgo* erst erfolgt, nachdem das Männchen das Weibchen am Prothorax gefaßt hat. Ähnliches haben Gerhardt (s. Wesenberg 1913, pag. 203) und Schmidt (1915, pag. 174) an andern Zygoptern beobachtet.

Der Paarung gehen oft heftige Kämpfe der Männchen voraus, die sich gegenseitig die Weibchen zu entreißen versuchen.

Während die Männchen wartend auf dem Gesträuch des Ufers sitzen, wehren sie jeden Nebenbuhler, der sich in ihrer Nähe niederlassen will, durch eine eigentümliche Schreckstellung ab. Die sonst dorsal zusammengelegten Flügel werden mehrmals flach ausgespreizt, und gleichzeitig wird dabei das Abdomen stark aufwärts gekrümmt. *C. virgo* nimmt also eine typische Schreck- oder Trutzstellung ein, wie sie bei andern Insekten, z. B. bei *Smerinthus ocellatus* (L.), dem Abendpfauenauge beobachtet wurde.

Die Paarungsstellung hat L. Baldner (1666!) meines Wissens zuerst beschrieben, lange vor Reaumur und Rösel. Wie Wesenberg angibt, dauerte die Kopula in allen Fällen 4 bis 5 Minuten.

Nach der Paarung trennten sich die Tiere immer plötzlich, das Männchen flog davon, das Weibchen aber begann die Eiablage. Diese fand ausnahmslos ohne Begleitung des Gatten statt; die Eier wurden meist in überhängende Grashalme, in Weidenwurzeln oder auch in dürre Zweige von Bachgenisten eingestochen. Obwohl die Tiere meist über dem Wasser Eier legen, sah ich doch in der Birs ein Weibchen an einer Weidenwurzel 4 Minuten lang vollständig unter Wasser tauchen, aber nicht mehr als etwa einen Centimeter unter die Oberfläche.

Das Abdomen eierlegender Tiere ist meist hellgrau von trockenem Schlamm überzogen. Da ich solche Weibchen in Paarung beobachtete, so muß daraus geschlossen werden, daß dasselbe Tier während der Periode der Eiablage sich mehrfach paart.

Die abgelegten Eier entwickeln sich nach Brandt (1869*) bei heißem Wetter in etwa 3 Wochen, sicher ist, daß auch bei uns im Laufe des Sommers die jungen Larven ausschlüpfen. Im Winter findet man in unseren Bächen, wie Wesenberg (1913, pag. 377) auch in Dänemark beobachtet hat, stets 2 Larvengrößen:

1. solche von ca. 18—25 mm Länge,
2. „ „ „ 30—36 „ „ [1]).

Die ersteren sind Larven, die das erste Mal überwintern, die letzteren erleben schon den zweiten Winter und werden sich im folgenden Sommer verwandeln. Das Leben von *C. virgo* währt also bei uns 2 Jahre. Diese Tatsache, die erst 1913 von Wesenberg wieder ermittelt wurde, war schon dem Straßburger Fischer L. Baldner (1666) bekannt, seine Angabe ist aber später von der zünftigen Wissenschaft übersehen worden, weil ja Baldner kein „Gelahrter" war. Dieser treffliche Beobachter schreibt (pag. 155) über *C. splendens:*

„Sie henken sich auch zusammen und paaren sich, so seindt die blohen die Männlin, die grünen die Weiblin, machen ihre Jungen mit Leych, und henken ihn an dass Grass im Wasser am End des Mayen[2]) und werden die Jungen in einem Monat lebendig. Sie bekommen die Hülss gleich (d. h. sie sind von Anfang an Larven!) und in 2 Jahren schlieffen sie widrumb aus der Hülss und machen Junge."

Viel mehr läßt sich auch heute über den Lebenslauf dieser Art nicht sagen.

Calopteryx splendens (Harris).

Während aus anderen Gebieten, so nach Le Roi (1915) in der Rheinprovinz *C. splendens* als vorherrschende Art bezeichnet wird, so dominiert bei uns entschieden *C. virgo*; nur am Rhein-Rhônekanal bei Hüningen war *C. splendens* häufiger.

Nach dem unter *C. virgo* zitierten Bericht Baldners (1666) ist die Lebensweise von *C. splendens* nicht von der der genannten Art verschieden. Einmal sah ich fünf eierlegende Weibchen dicht hintereinander auf einer Weidenwurzel sitzen.

Hier sei noch das Wenige angeführt, was über ausländische *Calopterygidae* bekannt ist.

Von amerikanischen *Calopteryx-* und *Haeterina*-Arten wird berichtet, daß die Männchen um die Weibchen kämpfen (Whedon 1914). Die Eiablage von *Calopteryx maculata* und *C. aequabilis* stimmt mit der unserer europäischen Arten ganz überein (Needham 1903*, Kennedy 1915). Auch von der australischen *Diphlebia lestoides* meldet Tillyard (1909*) ähnliches: Er beobachtete viele Pärchen, die meist von anderen Männchen verfolgt und auseinander getrieben wurden. Bei der

[1]) Bei allen Maßangaben von Zygoptera-Larven sind die Abdominalanhänge („Kiemenblätter") mit eingerechnet!

[2]) Ungenaue Beobachtung der Eiablage; der Fischer sah wohl, daß die Weibchen ihr Abdomen an die Pflanzen drückten, es entging ihm aber, daß die Eier eingebohrt wurden.

Eiablage war das Weibchen allein und tauchte etwa einen Fuß weit unter Wasser; die Eier wurden in Wasserpflanzen eingebohrt und entwickelten sich in anderthalb Monaten.

Nach diesen Angaben aus 3 Erdteilen kann vorläufig die Biologie der Calopterygidae wie folgt zusammengefaßt werden:

Die Embryonalentwicklung dauert einige Wochen, die Larven brauchen bei europäischen Formen 2 Jahre zur Entwicklung.

Vor der Paarung kämpfen die Männchen um den Besitz der Weibchen; die Paarung selbst, die durch ungewöhnlich starkes Flügelschwirren eingeleitet wird, findet sitzend statt und dauert meist wenige Minuten.

Bei der Eiablage sind die Weibchen allein, sie legen ihre Eier in halbsubmerse Wasserpflanzen; dabei tauchen sie ausnahmsweise (bei manchen Arten vielleicht konstanter) ganz unter Wasser.

Familie AGRIONIDAE.

Subfamilie Lestinae. *Genus Lestes* (Leach 1815).

Lestes fuscus (Vanderl.).

Die Verbreitung von *L. fuscus* in unserm Gebiet ist nicht genügend bekannt. Ich fand ihn nur im Elsaß, wo er auch von Leonhardt (1912) als häufig bezeichnet wird. Kleiber (1911) kennt die Art vom Jungholz.

Die Biologie von *L. fuscus* ist heute vor allem durch die Forschungen Martins (1887*, 1888*, 1893*) gut bekannt. *L. fuscus* ist die einzige Libelle, die in Mitteleuropa den Winter als Imago überlebt. Die überwinternden Tiere wachen unter den ersten Strahlen der Vorfrühlingssonne auf; im März und April paaren sie sich bereits an den Weihern und legen ihre Eier in Wasserpflanzen. Die überwinterte Generation stirbt im Frühjahr aus, die neuen Eier aber entwickeln sich rasch, ebenso die Larven (genaue Entwicklungszeiten kennt man noch nicht); im nächsten August erscheinen die Imagines der zweiten Generation, die, ohne sich zu paaren, den Winter überstehen. In Haufen gefallenen Laubes suchen die zarten Tiere Schutz vor der Kälte.

Die Biologie unserer übrigen *Lestes*-Arten ist in Wesenbergs Arbeit eingehend geschildert, sodaß ich mich auf wenige Angaben beschränken kann, die das Vorkommen in unserm Gebiet betreffen.

Lestes virens (Charp.).

Diese Mittelmeerform, die nach Ris (1909*) in der Schweiz stellenweise häufig ist, meldet Leonhardt (1912) von Neudorf im Elsaß und Kleiber (1911) vom Jungholz.

Lestes barbarus (Fabr.).

Der südliche *L. barbarus* wird in ganz Mitteleuropa ab und zu gefunden, in der Rheinprovinz (Le Roi 1915) sogar häufiger. Bei uns ist er vom Allschwiler Weiher (1891), von Neudorf (Leonhardt, 1912) und vom Orisweiher bei Liestal bekannt.

Lestes viridis (Vanderl.).

L. viridis ist in der Rheinebene häufig und fehlt nur im Hochjura. Durch seine eigentümliche Eiablage ist er an stehende oder langsam fließende Gewässer gebunden, die reich an überhängenden Sträuchern, vor allem an Weiden sind. Deshalb ist die Art am zahlreichsten bei Michelfelden, am Birssumpf bei Tuggingen und am Altrhein bei Kleinhüningen.

Lestes dryas (Kirby).

Diese Art ist über unser ganzes Gebiet verbreitet, wenn sie auch nicht sehr zahlreich auftritt. Sie bewohnt hier vorwiegend die im Sommer trocken liegenden Teile der Weiher, in den Hochmooren die sogen. „schwingenden Böden". So oft ich die Eiablage beobachtete, immer fand sie in Gräser und Carexstöcke auf trockenem Lande statt, aber an Stellen, die vom Winter bis zum Frühsommer unter Wasser stehen. Diese Gewohnheit der Eiablage wird für die Art oft verhängnisvoll; denn die Sumpfwiesen und Moore werden im Spätsommer oft gemäht, um Streue für das Vieh zu gewinnen, wobei die Eier zugrunde gehen. Deshalb sind *L. dryas* und *L. sponsa* seit dem Januar 1919 am Lehmweiher bei Liestal verschwunden.

Lestes sponsa (Hansem.).

In ihrer Lebensweise unterscheidet sich *L. sponsa* bei uns nicht von *L. dryas,* nur ist sie häufiger als diese.

Seit Wesenberg (1913) die Angaben Needhams (1900b*, 1903c*) über die amerikanischen Arten *L. uncatus* und *L. unguiculatus* verwertet hat, sind neue Beobachtungen gemacht worden, die uns gestatten, das biologische Bild der Gattung schärfer zu zeichnen.

Vom amerikanischen *L. congener* berichtet Kennedy (1915), daß ein Pärchen gemeinsam dicht über dem Wasser seine Eier in einen Weidenzweig legte.

Die Angabe Tillyards (1906*), daß *L. leda* in Australien die Eier frei ins Wasser lege, ist von Wesenberg schon 1913 als unwahrscheinlich bezeichnet worden. Im Separatabzug der

Arbeit von 1906, den mir Herr Dr. Ris zur Verfügung stellte, steht von Tillyards Hand, daß die Angabe ungenau sei. Das Weibchen lege seine Eier in die Gewebe von Wasserpflanzen.

Über *Archilestes californica* informiert uns Kennedy (1915) eingehend. Seine Abbildung der Paarung stimmt genau mit dem entsprechenden Bild der europäischen *Lestes*-Arten überein. Die Eiablage findet in überhängende Weidenzweige statt, an Stellen, die im Frühjahr unter Wasser tauchen. Die Eier überwintern auf dem Trockenen.

Alle Angaben, die wir heute über *Lestes* aus Europa, Amerika und Australien besitzen, ergeben folgende biologische Charakteristik der Gattung:

Die Eientwicklung der Lestinae ist dadurch gekennzeichnet, daß die meisten Eier eine längere Trockenzeit in Kälte oder in der Hitze (L. uncatus und L. unguiculatus) zu überstehen vermögen, sodaß diese Formen in hohem Grade an das Leben in ephemeren, im Sommer oder im Winter austrocknenden Gewässern angepaßt sind.

Die Larvenentwicklung vollzieht sich für alle Arten in sehr kurzer Zeit, oft in 3 Monaten. „Alle Larven sind schlanke, halbdurchsichtige, äußerst bewegliche Tiere, die frei in den aufrechten Wasserpflanzen leben" (Ris 1920).

Die Paarung erfolgt hängend, indem sich meist nur das Männchen an der Unterlage festhält.

Die Eier werden immer in Begleitung des Männchens in lebende oder tote Pflanzenteile eingebohrt, meist über dem Wasser, seltener im oder gar unter Wasser.

Subfamilie Agrioninae. ***Genus Platycnemis*** (Charp. 1840).

Platycnemis pennipes (Pall.).

P. pennipes kommt bei uns am Allschwiler Weiher vor und ist die dominierende Agrionide an den Teichen von Arlesheim. 1919 wurde ihre Flugzeit durch eine längere Regenperiode unterbrochen. Die Metamorphose begann am 31. Mai und dauerte bis zum 20. Juni. Nun folgte eine etwa 20tägige Regenperiode, und die Tagesmittel der Temperatur, die vorher bis 17,4° C. angestiegen waren, sanken oft bis 12° C. Erst vom 16. Juli an war das Wetter wieder prächtig, rasch stieg das tägliche Mittel bis 18°, am 19. erreichte es das Monatsmaximum von 20,5°. Mit dem Einsetzen des Regens, seit dem 20. Juni, waren alle Imagines von *P. pennipes* verschwunden; das kühle Wetter hatte

sie vernichtet. Nach den ersten Sonnentagen entstiegen wieder zahlreiche Nymphen dem Weiher, und bald flogen wiederum viele, aber juvenile Tiere, während reife vollständig fehlten.

Auf solche Witterungswirkungen müßte in allen den Fällen geachtet werden, wo vermutet wird, daß eine Libelle bei uns 2 Generationen erzeuge. Ein Unterbruch der Flugzeit durch ungünstiges Wetter kann leicht bei Formen mit langer Verwandlungszeit 2 Generationen vortäuschen, wo es sich in Wirklichkeit um 2 Schübe derselben Generation handelt, die durch den äußeren Einfluß deutlich getrennt sind, während bei guter Witterung die Larven während langer Zeitdauer ununterbrochen das Wasser verlassen.

Die Paarung ist bisher nicht beschrieben worden; ich habe sie häufig gesehen und zwar vom 7. Juni bis zum 10. August, also fast während der ganzen Flugzeit. Die Paare hängen frei an der Spitze eines Blattes, nur das Männchen hält sich an der Unterlage. Wurden die Tiere aufgescheucht, so flogen sie wenige Schritte weit, aber selten gaben sie dabei die Paarungsstellung auf.

Über die Eiablage liegen die verschiedensten Berichte vor, nach denen die Eier bald über dem Wasser (Lucas 1900*), bald an der Wasseroberfläche (Pierre 1909*, Scholz 1908*) abgelegt werden, ja, Van der Weele (1906*) sagt, *P. pennipes* tauche vollständig längs den Stengeln unter Wasser. Ich konnte die Eiablage in zahllosen Fällen beobachten, aber erst von mittags halb ein Uhr an, bei der größten Hitze, vorher nur selten vereinzelte Paare. Die Eier wurden immer in Begleitung des Männchens an der Wasseroberfläche in lebende und tote Schilf- und Scirpusstengel eingebohrt, oft ein wenig über dem Wasserspiegel. Manchmal saßen auf einem treibenden, halbverfaulten Stengelstück von nur einem Dezimeter Länge über 10 Paare, die Männchen standen senkrecht, meist mit ruhigen Flügeln; immer neue Paare flogen herbei und drängten die andern von der schwankenden Unterlage herab.

Eier, die im Laboratorium gehalten wurden, entwickelten sich in 10 Wochen, was sicher ungewöhnlich lang und wohl nur den niedrigen Aquariumstemperaturen zuzuschreiben ist. Im Freien verläuft die Entwicklung rascher.

P. pennipes ist bei uns einjährig. Die jungen Larven wachsen noch vor dem Eintritt der winterlichen Wachstumsstagnation beträchtlich; schon im Oktober hat der Großteil 17—19 mm erreicht, also fast die volle Größe, die ca. 20 mm beträgt. In den Weihern von Arlesheim leben die Larven vor allem auf dem Boden, der

von ins Wasser gefallenen Erlen- und Buchenblättern schwarzbraun gefärbt ist. Von dieser dunkeln Unterlage sind die Tiere fast gar nicht zu unterscheiden, da die spärlichen hellen Zeichnungen und die Ringe der Beine die Körpergestalt vollends mit dem Untergrund verschwimmen lassen. Im Winter ziehen sich die Larven in die Tiefe des Weihers zurück, um erst im Frühjahr zur Verwandlung ans Ufer zu steigen. Noch im Februar fand ich am Rande des Weihers trotz eifrigen Suchens nur 3 *Platycnemis*-Larven, während wenige Netzzüge im tieferen Wasser mir deren 24 einbrachten.

Genus Ischnura (Charp. 1840).

Ischnura elegans (Vanderl.).

J. elegans bewohnt die Ebene und das Hügelland, fehlt aber in den Hochtälern. Garbini (1897) erklärt, daß *J. elegans* um Verona nur bis zur Hügelregion, etwa 500 m ansteige, Kleiber (1911) fand sie im Hochmoor des Eigentals am Pilatus in 970 m Höhe. Da bis jetzt nicht bekannt ist, daß die Art Torfgewässer meide, so ist anzunehmen, daß die beträchtliche Meereshöhe die Form von unseren höheren Lagen fernhält.

Wesenberg (1913) und Pierre (1909*) vermuten, daß *J. elegans* 2 Generationen im Jahr erzeuge. Eine Bestätigung dieser Ansicht steht noch aus, und ich schließe mich ganz Ris an, wenn er (1909*, pag. 45) bemerkt: „Mehr als eine Generation im Jahr ist für sämtliche deutsche Arten höchst unwahrscheinlich." Für *Platycnemis pennipes* ist bereits (pag. 50) gezeigt worden, wie leicht bei Arten mit langer Verwandlungszeit ein Unterbruch der Flugzeit 2 Generationen vortäuschen könne. Die neuesten Beobachtungen an amerikanischen Ischnuren (Kennedy 1915, Needham 1903c*) zeigen deutlich, daß auch jene Arten das ganze Sommerhalbjahr hindurch zu finden sind, ohne daß 2 Generationen zu unterscheiden wären. Auch um Basel ist *J. elegans* den Sommer über gleich häufig, erst vom August an nimmt die Zahl der Imagines ab.

Die Paarung findet sitzend statt; und zwar habe ich immer gefunden, daß die Ischnuren sich eher an senkrechten Halmen oder Schilfblättern niederließen, während die *Agrion*-Arten bei der Paarung horizontale Unterlagen vorzogen.

Interessant ist die Eiablage. Wesenberg (1913) hat sie vielfach beobachtet; immer begleitete das Männchen seine Gattin. Nur sehr selten wurde in Dänemark die Eiablage ohne Begleitung des Männchens beobachtet.

Trotz eifrigen Nachforschens blieb mir die Eiablage von *J. elegans* 1918 und 1919 unbekannt, obschon ich die Paarung oft genug sah. Endlich, am 9. Juni 1920 sah ich am Birssumpf bei Tuggingen mehrere Weibchen (sowohl grüne als orangefarbene) ihre Eier in Elodea und Grashalme einbohren. *Sie waren allein, ohne begleitende Männchen,* und legten ihre Eier dicht am Wasserspiegel in die Pflanzen, selten mehr als zwei an einer Stelle. Auf diesen Umstand aufmerksam geworden, konnte ich am 11. und 12. Juni an andern Orten, sowie auch später, dieselbe Beobachtung wiederholen, immer waren die Weibchen allein. Auch Schmidt (1915) gibt an, daß das Weibchen von *J. elegans* seine Eier ohne das Männchen ablege, zweifelt aber, ob diese Erscheinung allgemein sei.

Für *J. elegans* ist also aus zwei verschiedenen Gebieten ein verschiedenes biologisches Verhalten nachgewiesen. Die Weibchen derselben Art, die in Dänemark meist mit den Männchen Eier legen, tun dies bei uns ohne Begleitung (siehe auch die Zusammenfassung des Genus *Ischnura*).

Die Entwicklung von *J. elegans* ist kaum von der anderer Agrioniden verschieden. Sie ist bei uns einjährig; Balfour-Brown (1909) hat 13 Häutungen der Larve festgestellt[1]), welche die Pflanzenregion unserer stehenden Gewässer bewohnt.

Ischnura pumilio (Charp.).

Die sporadische *J. pumilio* wurde bei uns nur im Juni 1893 von Herrn Liniger an einem kleinen Lehmtümpel bei Allschwil gefangen. Da ihre Biologie noch ganz unbekannt ist, ist die Angabe Tümpels (1901*), daß sie 2 Generationen im Jahr habe, mindestens zweifelhaft.

Vergleichen wir die biologischen Verhältnisse unserer *Ischnura*-Arten mit den Angaben aus Australien und Amerika, so ergibt sich folgendes Bild der Biologie des Genus *Ischnura:*

Die Ischnura-Arten der gemäßigten Breiten sind einjährig, für alle Formen ist eine lange Flugzeit, die sich meist über die ganze Odonatensaison erstreckt, charakteristisch.

Die Paarung findet ruhend statt; bei der Eiablage ist das Weibchen ab und zu vom Männchen begleitet, meistens aber legt es die Eier allein in untergetauchtes Pflanzenmaterial; nie ist ein Tier beobachtet worden, das ganz unter Wasser tauchte.

[1]) Bei Angabe der Häutungszahl ist in meinen Ziffern die Häutung der Prolarve zum ersten definitiven Larvenstadium einbegriffen, da ich in Übereinstimmung mit Tillyard (1917) diese „Prolarve" als selbständiges Entwicklungsstadium, nicht wie Pierre (1904*) und Balfour-Brown (1909) als Larve in der Amnionhülle auffasse.

Nachstehend sind die Angaben über die Eiablage ausländischer Ischnuren zusammengestellt:

J. delicata: Tillyard (1906*) gibt an (pag. 412), daß das Weibchen dieser australischen Art ohne Begleitung seine Eier ablege.

J. perparva und *J. cervula:* Für diese nordamerikanischen Arten gibt Kennedy (1915) an, daß nur sehr selten ein Paar gemeinsam Eier lege, meist sei das Weibchen allein.

Verbunden mit meinen Beobachtungen und der Angabe Wesenbergs (1913), daß auch in Dänemark einzelne Weibchen allein Eier legen, zeigen diese Berichte, wie übereinstimmend dieser biologische Zug bei allen weltweit von einander entfernten Arten der Gattung wiederkehrt.

Genus *Enallagma* (Selys 1876).

Enallagma cyathigerum (Charp.).

E. cyathigerum ist im Elsaß am häufigsten, bewohnt aber unser ganzes Gebiet. Die Angaben Wesenbergs über Paarung und Eiablage kann ich bestätigen. Die Art ist vermutlich einjährig; wenn Balfour-Brown (1909) eine Larve 619 Tage im Aquarium hielt, bis sie sich verwandelte, so war dieses lange Larvenleben sicher eine Folge unteroptimaler Verhältnisse.

Aus Amerika, wo die Gattung *Enallagma* durch mehrere Arten vertreten wird, liegen Berichte vor, die mit den europäischen Beobachtungen übereinstimmen.

So gibt Needham (1903c*) allgemein an, daß die Paare gemeinsam die Eiablage besorgen, dasselbe sagt Kennedy (1917, pag. 619) von *E. clausum;* von *E. anna* gibt der letztere Autor an (1917, pag. 616), daß die Weibchen gewöhnlich vom Männchen solange begleitet werden, bis sie ganz unter Wasser getaucht sind, worauf sich der Gatte davonmacht.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

Die Enallagma-Arten sind in der gemäßigten Zone einjährig; ihre Larven leben in der Pflanzenregion der Gewässer.

Die Paarung der Imagines erfolgt ruhend, bei der Eiablage wird das Weibchen vom Männchen begleitet; die Eier werden in lebende Wasserpflanzen eingebohrt, wobei die Weibchen oft unter Wasser gehen.

Genus Agrion (Selys 1876).

Die biologischen Verhältnisse unserer Agrion-Arten sind von Wesenberg (1913) so anschaulich dargestellt worden, daß ich mich hier auf Ergänzungen und mehr lokale Bemerkungen beschränken kann.

Agrion lindeni (Selys).

Diese südliche Art kommt in der Schweiz nur im Tessin und im Wallis vor und ist transalpin sehr selten. Doch fliegt sie bei Neudorf von Ende Juni bis August ab und zu. Liniger fing sie dort 1910, 11, ebenso meldet sie Leonhardt (1912). Pierre (1909*) gibt an, daß das Männchen bei der Eiablage senkrecht auf dem Prothorax des Weibchens stehe, und daß dieses oft ganz unter Wasser tauche.

Agrion pulchellum (Vanderl.).

A. pulchellum ist nur in den höhern Lagen spärlicher, sonst häufig. Es fehlt den Hochmooren, kommt aber in 1000 m Höhe vor, sodaß kaum die Meereshöhe die Art von den Moorgebieten des Hochjura fernhält. Es wäre interessant, zu wissen, ob *A. pulchellum* wirklich die Torfgebiete meidet; denn diese Erscheinung ist schon für manche Libelle als charakteristisch angegeben worden, und immer hat es sich gezeigt, daß man lokale Befunde zu früh verallgemeinert hatte. Biologisch weicht die Art sonst wenig von *A. puella* ab.

Agrion ornatum (Selys).

Das östliche *A. ornatum* ist in Deutschland an wenigen Orten, in der Schweiz nur am Hofwilersee bei Bern gefunden worden. Ich selbst habe die Art nie gesehen, doch fing Herr Liniger am 13. Juni 1917 bei Riehen ein Männchen. Es flog an einem feuchten Wiesengraben; an ähnlichen Orten fand Förster (1902) die Form in den Wiesenmooren des Kraichgaus im Schwarzwald. Die Biologie von *A. ornatum* ist unbekannt.

Agrion mercuriale (Charp.).

Das mediterrane *A. mercuriale* lebt bei uns in der Rheinebene (Liniger, Le Roi 1915). Die Angabe Mac Lachlans (Wesenberg 1913, pag. 226), daß die Eiablage in den Schlamm erfolge, trifft wohl kaum zu. Denn man sieht manche Libellenweibchen mit schlammbedecktem Abdomen; diese Beschmutzung rührt aber vom trüben Wasser her, das auch die Wasserpflanzen oft mit einer Schlammkruste überzieht. Für die Calopteryx-Weibchen z. B., deren Abdomen immer hellgrau beschmutzt ist, wäre es ein schwieriges Unternehmen, ihren zarten Hinterleib vollständig in den harten Birskies zu bohren.

Agrion hastulatum (Charp.).

Die Verbreitung, die diese Art als Glazialrelikt kennzeichnet, ist bereits im faunistischen Teil meiner Arbeit geschildert worden. Paarung und Eiablage weichen nicht vom allgemeinen Modus der Gattung ab; leider ist die Entwicklung dieser eiszeitlich beeinflußten Form noch unbekannt.

Agrion puella (L.).

A. puella ist bei uns überall gemein und an Zahl die häufigste Agrionide. Seine Verwandlung erstreckt sich über eine lange Zeit; ich beobachtete vom 6. Mai bis am 16. Juli ausschlüpfende Imagines.

Die Paarung erfolgt mit Vorliebe auf horizontaler Unterlage; die Paarungsstellung wird auch nicht aufgegeben, wenn die Tiere aufgescheucht davonfliegen. Das Weibchen legte seine Eier gemeinsam mit dem Männchen meist in die dichten Elodearasen unserer Weiher.

Die Eientwicklung vollzieht sich in drei bis vier Wochen; bereits im Juli findet man zahlreiche Larven von *A. puella* von ungefähr 10 mm Länge; schon zu Beginn des Winters kann man fast ausgewachsene Tiere von 20—22 mm beobachten, daneben sieht man allerdings auch noch solche von erst 11 mm. Diese Entwicklungsunterschiede werden durch die lange Zeitdauer der Eiablage bedingt. Die Larven sind Bewohner der Pflanzenzone, und als solche ziemlich durchsichtig. *A. puella* schließt bei uns seinen Lebenslauf durchwegs in einem Jahre ab.

Unter den wenigen amerikanischen *Agrion*-Arten ist nur von *Agrion (Zoniagrion) exclamationis* bekannt, daß das Weibchen seine Eier allein ablege (Kennedy 1917). Bis weitere fremde Beobachtungen vorliegen, ergibt sich folgende Charakteristik unserer Formen:

Die europäischen Agrion-Arten sind einjährig; ihre Eier entwickeln sich meist in drei bis vier Wochen, die Larven überwintern.

Die Paarung erfolgt ruhend, meist auf horizontaler Unterlage. Die Eier werden in alle möglichen lebenden und toten Pflanzenteile eingestochen. Das Männchen begleitet das Weibchen dabei und steht senkrecht auf dessen Prothorax. Die Weibchen gehen oft ganz unter Wasser.

Genus Erythromma (Charp. 1840).

Erythromma najas (Hansem.).

E. najas ist eine nordöstliche Art. Um Basel lebt sie am Allschwiler Weiher, bei Neudorf und bei Arlesheim, also ausschließlich an den größten Gewässern, wo die Tiere nach ihrer Gewohnheit auf den Blättern des Laichkrauts und der Seerosen ruhen können.

Die Lebensweise ist von Wesenberg (1913) eingehend beobachtet worden. Die Paarung fand hängend statt; die Eier wurden in lebende Pflanzen eingesenkt; dabei bleibt das Männchen mit dem Weibchen verbunden, und beide Tiere verschwinden oft ganz unter dem Wasserspiegel.

Die Eier entwickeln sich in etwa 14 Tagen; schon im Oktober ist die Larve 15—20 mm lang, im Dezember ist sie bereits erwachsen und lebt nun bis zum Frühjahr als reife Nymphe. Diese Angaben Wesenbergs fand ich bestätigt, als ich von einer Exkursion des Basler Zoologischen Instituts ins Wauwilermoos (Kanton Luzern) mehrere Larven von *E. najas* mitbrachte, die noch vor Eintritt des Winters ihre definitive Größe erreichten. Balfour-Brown (1909) gibt für die Entwicklung 15 Häutungen an.

Erythromma viridulum (Charp.).

Im Sommer 1919 hatte ich das Glück, das seltene *E. viridulum* am Lehmweiher bei Liestal zu finden. In der Schweiz ist es bisher nur einmal von Ris im Kanton Zürich beobachtet worden; in Deutschland ist es aus Schlesien, Westfalen und aus der bayrischen Pfalz bekannt. Die Art flog vom 9. August 1919 bis zu Ende des Monats; beobachten konnte ich sie nur vom 9. bis 19., nachher mußte ich einige Tage die Arbeit unterbrechen, sodaß ich Paarung und Eiablage nicht sah.

Die Imagines flogen zahlreich, mit lebhaft schwirrendem Flügelschlag, sodaß von den Flügeln nur ein helles Flimmern zu sehen war. Ständig schwebten sie über dem Wasser, nie am Lande, und oft setzten sie sich zu kurzer Rast auf die treibenden Algenwatten.

Im Lehmweiher konnte ich auch die Larve von *E. viridulum* fangen; einige Exemplare fand ich am 3. März 1919, später nur noch ein einziges am 4. Dezember. Zur Beschreibung Rosters (Rousseau 1909*) ist zu bemerken, daß die Larven aus dem Lehmweiher nicht abgerundete Kiemenblätter tragen, sondern daß diese, sich kurz vor dem Ende verjüngend, in eine feine Spitze auslaufen. Das Tracheennetz der Abdominalanhänge ist, wie das der *E. najas*-Larven, reich verästelt und die Tracheolen sind schwarz-weiß geringelt.

Leider blieb die Art, seitdem ich am 4. Dezember 1919 die letzte Larve gefangen hatte, trotz eifrigen Suchens verschwunden.

Im faunistischen Teil dieser Arbeit wurde die Möglichkeit erwähnt, daß eine Periode schlechter Witterung *E. viridulum* an einem Ort vernichten könne, da sich die Larven alle gleichzeitig verwandeln und die juvenilen Imagines dann noch nicht geschlechtsreif sind. Für das Ausbleiben der Art im Jahre 1920 kann jedoch dieser Grund nicht angeführt werden, da während der ganzen Flugzeit 1919 prächtiges Wetter herrschte. Viel eher glaube ich, daß die Verunreinigung des Wassers (der Weiher wird zugeschüttet) Lebensbedingungen geschaffen habe, unter denen die Larven von *E. viridulum* nicht mehr gedeihen können. Denn das Wasser ist heute durch allen möglichen Unrat verseucht, sodaß in kurzer Zeit das reiche Tierleben dieses eigenartigen Tümpels verschwunden sein wird.

Da bisher außer diesen dürftigen Notizen über *E. viridulum* nur Beobachtungen über *E. najas* vorliegen, so kann über die biologischen Eigentümlichkeiten der Gattung *Erythromma* nichts Gewisses gesagt werden.

Beide bis jetzt bekannten Arten haben einjährige Lebensdauer, und die Larven beider erreichen vor dem Eintritt der Winterkälte die volle Größe. Die Imagines lieben das offene Wasser, wo sie sich gern auf schwimmenden Pflanzen zur Ruhe niederlassen.

(Für E. najas ist ruhende Paarung und Eiablage in Begleitung des Männchens beobachtet worden.)

Genus *Pyrrhosoma* (Charp. 1840).

Pyrrhosoma nymphula (Sulzer).

P. nymphula ist über das ganze Untersuchungsgebiet verbreitet; am zahlreichsten aber lebt es an 2 dichtbenachbarten Gewässern, am kleinen Schloßweiher von Angenstein und am Birssumpf bei Tuggingen, wo es die dominierende Agrionide ist.

P. nymphula ist eine echte Frühjahrsform; nur im Hochjura fliegt sie bis im August. Die Verwandlung zur Imago geht in den Morgenstunden vor sich. Bezeichnend ist für *P. nymphula,* daß die rote Farbe der Imago schon mehrere Tage vor dem Ausschlüpfen unter der Nymphenhaut hervorleuchtet. Wohl zeigen auch andere Larven Andeutungen der Imagozeichnung unter der alten Nymphenhaut; aber ein so intensives Leuchten wie bei

Pyrrhosoma habe ich nirgends sonst beobachtet. Die ausschlüpfende Libelle besitzt darum auch nicht die Blässe anderer Formen, sondern trägt auf jedem Abdominalsegment dorsal einen scharf begrenzten, grellroten Fleck, der nur apikal ein blaßgelbes Band freiläßt. Im Laufe weniger Stunden hat fast der ganze Hinterleib die rote Farbe angenommen. Um sich zu verwandeln, steigen die Larven oft weit aufs Land; Lestage (1919) fand sie 2 m vom Ufer entfernt in 60 cm Höhe, ich habe sogar Nymphen 2,5 m hoch an Pappelstämmen hinaufklettern sehen. Alle *Pyrrhosoma*-Larven einer Lokalität verwandeln sich fast gleichzeitig; die Metamorphose erstreckt sich höchstens über wenige Tage. Es scheint, daß die Geschlechtsreife nicht vor 14 Tagen nach dem Verlassen der Nymphenhaut erreicht wird; wenigstens wurde Paarung und Eiablage 1919 erst vom 1. Juni an (Ausschlüpfen am 9. Mai), 1920 erst vom 26. Mai an gesehen (Verwandlung am 10. Mai). In der Ebene fanden Paarung und Eiablage nur bis Ende Juni statt, in höheren Lagen noch am 31. Juli.

Bisher wurde die Paarung nicht beschrieben. Ich habe sie öfters beobachten können. *P. nymphula* ist im Gegensatz zu den meisten Agrioniden sehr aktiv. Häufig sieht man zwei dieser roten Tiere hoch in die Luft fliegen, um dann in unentwirrbarem Knäuel ins Gras zu stürzen. Ob es sich dabei um kämpfende Männchen oder um den Beginn der Paarung handelt, konnte ich nicht entscheiden; doch vermute ich das letztere. Denn wenn es kämpfende Männchen gewesen wären, so hätte sich in der Nähe ein Weibchen befinden müssen, was ich aber nie beobachtete. Hat das Männchen seine Gattin am Prothorax gefaßt, so fliegt das Paar ins Schilf, wo die Paarung hängend erfolgt. Dabei hält sich nur das Männchen an der Unterlage fest.

Die Eiablage hat Wesenberg (1913) beschrieben und ich kann seine Angaben durchwegs bestätigen. Das Männchen begleitet das Weibchen; die Eier werden in lebende oder tote Pflanzenteile eingestochen.

Die Eientwicklung geht in ungefähr 3 Wochen vor sich; 4 Wochen nach Beginn der Eiablage wimmelte es im Birssumpf bei Tuggingen von Larven, die ca. 8—10 mm lang waren. Vor Eintritt des Winters sind die meisten Larven erwachsen oder doch im vorletzten Stadium.

Im Laufe des Larvenlebens vollzieht sich ein vollkommener Wechsel des Wohnorts, der bisher der Beobachtung entgangen ist. Die jungen Larven leben an den Orten, wo sie das Ei verlassen haben, in der dichten Pflanzenregion der Teiche. Sie sind auf

dieser Stufe ihres Lebens hell und ziemlich durchsichtig, wie die *Agrion-* und *Lestes*-Larven, die zeitlebens in der Pflanzenzone wohnen. Wenn aber die Larven von *P. nymphula* 8 oder höchstens 10 mm lang sind, so steigen sie zum Grund des Gewässers nieder, um fortan als Schlammbewohner zu leben. Sie werden nun dunkel und undurchsichtig, und sind, wie auch Ris (1909*) erwähnt, oft mit Schlamm bedeckt. Im Sommer war mein Netz, wenn ich den Elodearasen durchstreifte, immer voll sauberer junger Larven; später im Jahr erhielt ich selten in der Elodea eine junge *Pyrrhosoma*-Larve, während ein einziger Zug am Grunde des Weihers zahlreiche ältere Stadien einbrachte.

Dieser Wechsel des Aufenthalts scheint mir auch eine Bemerkung Wesenbergs aufzuklären. Der dänische Biologe schreibt (1913, pag. 218), daß *P. nymphula* in Dänemark allgemein verbreitet sei; und doch sagt er später (pag. 388), daß die Nymphen dieser Art recht selten gefunden wurden und daß sie in den submersen Moospolstern vorkommen. Nun ist es aber nicht möglich, daß die Larve selten ist, wo die Imago häufig auftritt. Die anscheinende Seltenheit erklärt sich vielleicht dadurch, daß zur Zeit, da die Moospolster durchfischt wurden, nur noch wenige Larven in denselben sich aufhielten, während die meisten schon am Grunde des Wassers lebten, und so der Beachtung entgehen konnten.

Pyrrhosoma tenellum (de Villers).

P. tenellum ist um Basel nur von einem kleinen Lehmtümpel oberhalb der Ziegelei Allschwil und aus dem Jouxtal bekannt. Larve, Entwicklung und Lebensweise sind unbeschrieben, was umso bedauerlicher ist, als die Kenntnis der Biologie endgültig die Frage der generischen Zugehörigkeit entscheiden könnte. Denn, wie mir auch Herr Dr. Ris bestätigte, gehören *P. nymphula* und *P. tenellum* nicht zusammen.

Zahlreiche amerikanische Beobachtungen ergänzen das Bild, das unsere heimischen Agrioninen-Genera bieten.

Vor allem sind wir durch Kellicott (1896*, pag. 110), Williamson (1902*, pag. 67), Needham (1903*c) und Kennedy (1915) ausführlich über die Eiablage von *A. vivida, A. moesta putrida* und *A. violacea* unterrichtet; die Weibchen aller dieser Formen legen ihre Eier in Begleitung des Männchens ab, wobei dieses dieselbe Stellung einnimmt, wie bei unsern europäischen Agrioniden. Die Eier werden in Pflanzen eingebohrt; dabei geht

das Weibchen oft unter Wasser. Im letztern Fall wurde oft beobachtet, daß die Männchen die Weibchen beim Untertauchen verlassen.

Derselbe Autor (1917, pag. 501) berichtet von *Celaenura (Ischnura) denticollis,* einer subtropischen Agrionide, daß die Kopula ruhend stattfinde. Bei der nachfolgenden Eiablage bleiben die Pärchen zusammen; dabei steht aber das Männchen nicht senkrecht auf dem Prothorax des Weibchens, sondern in horizontaler Fortsetzung des sitzenden Weibchens.

Von *Telebasis salva* sagt Kennedy (1917, pag. 627), daß die Pärchen in Kalifornien gemeinsam Eier legen.

Überblicken wir das biologische Bild, das die Subfamilie der Agrioninen bietet, so können die folgenden gemeinsamen Züge hervorgehoben werden:

Die Eientwicklung der europäischen Agrionidae erfolgt im Laufe weniger Wochen; alle bis heute biologisch bekannten Arten können in gemäßigten Breiten ihre Entwicklung in einem Jahr abschließen.

Die Paarung der Imagines findet immer ruhend statt; bei der Eiablage begleiten die Männchen die Weibchen[1]*) und stehen dabei meist senkrecht auf deren Prothorax*[2]*). Die Eier werden in lebende oder tote Pflanzenteile eingebohrt, wobei die Weibchen mancher Arten ganz unter Wasser tauchen.*

Biologische Charakteristik der Zygoptera.

Nachdem auf den vorangegangenen Seiten die Beobachtungen gesammelt worden sind, die bis heute über die Lebensweise der Vertreter der Zygoptera vorliegen, soll versucht werden, daraus die biologischen Hauptmerkmale der größeren Einheiten dieser Unterordnung abzuleiten. Ein Rückblick auf das Leben der einzelnen Arten zeigt, daß die folgenden biologischen Kennzeichen allen Gliedern der Unterordnung gemeinsam sind:

Die Flügel werden in der Ruhelage dorsal zusammengelegt oder wenigstens nach hinten gerichtet[3]*). Die Paarung beginnt wohl ab und zu im Fluge, wird aber ruhend beendigt. Alle*

[1]) Ausnahmen sind nur für *Zoniagrion* (Kennedy 1917) und *Ischnura* (siehe S. 53 dieser Arbeit) bekannt. Für *J. elegans* trifft der Sonderfall sogar nur in einem Gebiet zu, während an andern Orten die Paare gemeinsam Eier legen.

[2]) Einzige bekannte Ausnahme ist *Celaenura (Ischnura)* [Kennedy 1917], bei der das Männchen wie das Weibchen auf der Unterlage ruht.

[3]) Nur bei *Diphlebia* und *Argiolestes* wurde beobachtet, daß sie ruhend die Flügel ausbreiten.

Weibchen stechen ihre Eier mit Hilfe eines Ovipositors in lebende oder abgestorbene Pflanzenteile, in oder über dem Wasser ein.

Die beiden Familien der *Calopterygidae* und *Agrionidae* unterscheiden sich auch biologisch scharf von einander:

1. ***Calopterygidae**: Bei der Eiablage werden die Weibchen nie vom Männchen begleitet. Die Larven leben 1 oder 2 Jahre.*
2. ***Agrionidae**: Bei der Eiablage begleiten die Männchen die Weibchen* (nur 2 Ausnahmen bekannt). *Alle bis jetzt untersuchten Arten der gemäßigten Zone sind einjährig.*

Auch die beiden Unterfamilien der *Agrionidae* lassen sich biologisch umschreiben:

a) ***Lestinae**: Die Flügel werden in der Ruhelage meist nur nach hinten gerichtet, nicht zusammengelegt. Bei der Eiablage halten sich die Männchen an der Unterlage. Die Eier können eine Trockenperiode überstehen, während der das Wachstum stockt; das Larvenleben ist sehr kurz.*

b) ***Agrioninae**: Die Flügel werden in der Ruhelage dorsal zusammengelegt. Bei der Eiablage halten sich die Männchen meist nicht an der Unterlage, sondern stehen frei und senkrecht auf dem Prothorax des Weibchens. Die Eier entwickeln sich rasch, aas Larvenleben aber dauert länger.*

Anschließend mögen noch einige stammesgeschichtliche Bemerkungen Platz finden, zu denen der Rückblick auf die biologischen Verhältnisse anregt.

Während man früher die ganze Unterordnung der Zygoptera als altertümlich auffaßte, so zeigt sich heute mehr und mehr, daß sich innerhalb der Zygoptera eine ähnliche Stammesentwicklung aufdecken läßt, wie sie in der Gruppe der Anisoptera schon seit einiger Zeit allgemein anerkannt ist. Eine wichtige Stütze erhielt diese Anschauung, als man durch miozäne Funde, unter denen die fossile Gattung *Phenacolestes* von Florissant in Colorado wichtig wurde, nachweisen konnte, daß die einfache Flügeladerung der Agrioniden nicht primär und archaisch sei, sondern sekundär sich entwickelt habe, und sich vom ursprünglicheren, wenn auch komplizierteren Flügel der Calopterygiden ableiten lasse (siehe Tillyard, 1917, pag. 314). Dies führte Tillyard dazu, die Agrioninen als den heutigen Endpunkt einer Entwicklungsreihe zu bezeichnen, die er als *asthenogenetische* der *menogenetischen* der Libellulinen unter den Anisoptera entgegenstellt (1917, pag. 320). Die Agrioninen erreichen durch zarten Körperbau und schwache Flugausbildung dasselbe, was

den Libellulinen durch robuste Gestalt und kühnen Flug gelingt: die siegreiche Eroberung der Erde.

In der Tat zeigt ein Blick auf den Arten- und Individuenreichtum der Agrioninen, daß diese Subfamilie (Tillyard erhebt sie zum Rang einer Familie) dem Stamm der Libellulinen in dieser Beziehung ebenbürtig, ja überlegen ist. Die nachfolgende Übersicht, die ich nach der Statistik Tillyards (1917, pag. 300) zusammengestellt habe, zeigt dies deutlich.

Die bis jetzt bekannten *2457 Odonatenarten* der Welt verteilen sich wie folgt auf die systematischen Einheiten:

1145 Zygoptera	*Agrionidae*	844 Arten, davon *Agrioninae*	733 Arten
	Calopterygidae	301 „	
1312 Anisoptera	*Aeschnidae*	569 „	
	Libellulidae	743 „ „ *Libellulinae*	558 „

Diese Auffassung, daß *Agrionidae* und *Libellulidae,* und innerhalb dieser Familien die Subfamilien der *Agrioninae* resp. *Libellulinae* heute die Gipfelpunkte der beiden Entwicklungsreihen in den 2 Unterordnungen seien, wird durch die biologischen Ergebnisse bestätigt.

Für die Erhaltung einer Art ist die Fortpflanzung der wesentlichste Faktor, und diese wird durch Instinkte ebensosehr gesichert wie durch die äußeren Organe des Körpers. Wir dürfen deshalb von einer blühenden Insektengruppe auch hochentwickelte Fortpflanzungsinstinkte erwarten; und dies trifft tatsächlich für die Agrioninen wie für die Libellulinen zu.

Während die Weibchen der in jeder Hinsicht archaischen Calopterygiden ihre Eier allein ablegen, so finden wir bereits bei den Lestinen die Männchen als Begleiter der Weibchen. Die Komplikation der Instinkte erreicht aber den Höhepunkt in der Subfamilie der Agrioninen, wo das Männchen nicht bloß das eierlegende Weibchen hält, sondern fast ausnahmslos die eigentümliche senkrechte Stellung auf dem Prothorax des Weibchens einnimmt.

Es ist beachtenswert, daß dieselbe zunehmende Komplikation auch in der Unterordnung der Anisoptera auftritt. Auch hier zeigen die hochspezialisierten Gruppen denselben Modus der Eiablage, die Begleitung des Weibchens durch das Männchen. Unter den Aeschniden ist dies bei der hochentwickelten Gattung *Anax* der Fall, unter den Libelluliden bei den blühenden Genera *Sympetrum, Tramea* und *Orthetrum.*

In welchem Zusammenhang diese merkwürdige Art der Eiablage mit der Erhaltung und Entfaltung der Spezies steht, ist schwer zu sagen. Sicher ist nur, daß die Erscheinung der von

Männchen und Weibchen vollzogenen Eiablage gerade bei den blühendsten und höchstentwickelten Genera auch am konstantesten und in kompliziertester Form auftritt: bei *Agrion* unter den Agrioninen und bei *Sympetrum* und *Tramea* unter den Libellulinen. Da in beiden Gruppen das Männchen auch aktiven Anteil an der Eiablage nimmt, durch ungemein erregtes Flügelschwirren bei *Agrion* und durch von ihm verursachtes Auf- und Niederwippen des Weibchens bei *Sympetrum* und *Tramea*, so scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß die Begleitung des Männchens für das Weibchen eine fortwährende Anregung zu unermüdlicher Eiablage bedeutet, ein Antrieb, der natürlich für die Erhaltung der Art sehr wichtig sein kann.

Auf jeden Fall ist die interessante Konvergenz der biologischen Erscheinungen in drei hochentwickelten Odonatengruppen ein Phänomen, das wohl Beachtung verdient.

Unterordnung ANISOPTERA.

Familie Aeschnidae. *Subfamilie Gomphinae.*

Da während des Kriegs das Elsaß und der Rhein (als Grenzfluß) gesperrt waren, so hatte ich keine Gelegenheit, die Biologie unserer Gomphinen zu studieren. Deshalb beschränke ich mich auf wenige faunistische Angaben und verweise auf Wesenberg (1913) und Ris (1909*). Immerhin ermöglicht uns die neuere amerikanische Literatur, die Subfamilie biologisch zu charakterisieren.

Genus Gomphus (Leach 1815).

Gomphus flavipes (Charp.).

Der seltene örtliche *G. flavipes* lebt im Elsaß in langsam fließenden Kanälen (Liniger), auch von Freiburg i. B. ist er bekannt (Fischer [Le Roi 1915]).

Gomphus pulchellus (Selys).

G. pulchellus ist im Elsaß nicht selten, Leonhardt (1912) bezeichnet ihn sogar bei Neudorf als häufig. Die Art scheint stehende Gewässer zu bevorzugen.

Gomphus vulgatissimus (L.).

Da diese in Mitteleuropa verbreitete Form nur größere Gewässer bewohnt, so bietet ihr bei uns nur das Elsaß Gelegenheit zur Entwicklung, wo sie bei Neudorf und am Rhein-Rhône-Kanal häufig ist. Was über die Biologie dieser Art bekannt ist, hat Wesenberg (1913) zusammengestellt.

Genus *Ophiogomphus* (Selys 1854).

Ophiogomphus serpentinus (Charp.).

O. serpentinus lebt in klarem fließendem Wasser, bei uns vor allem montan. Ich fand die Art auf der Schafmatt bei Aarau (900 m) und auf der Stahlfluh (1000 m) im Juli. Leonhardt (1912) fing noch am 12. Oktober bei Neudorf ein Weibchen. Dieser späte Fund deckt sich mit Linigers Angabe (1881), daß *O. serpentinus* später als die andern Gomphinen erscheine, aber bis in den Herbst hinein gefunden werde.

Genus *Onychogomphus* (Selys 1854).

Onychogomphus forcipatus (L.).

Ein Männchen dieser Art fing Liniger bei Rosenau im Elsaß, sie lebt vermutlich an den Buchten des Rheins wie bei Rheinau (Ris) 1896). Schmidt (1915) gibt an, daß die Tiere sich im Fluge paaren und dabei hoch in die Luft fliegen.

Onychogomphus uncatus (Charp.).

Ich erwähne diese Form, weil sie Ris (1896, 1909*) vom Rhein zwischen Schaffhausen und der Thurmündung angibt. Möglicherweise findet sie sich auch im Elsaß.

— — —

Zu den dürftigen biologischen Kenntnissen über die europäischen Gomphinen bieten die amerikanischen Arbeiten von Needham (1901*) und Kennedy (1915, 1917) wertvolle Ergänzungen.

Über die Eientwicklung und die Dauer des Embryonalzustands ist bis heute gar nichts bekannt. Dagegen ist es jetzt sicher, daß die Gomphinen, die meist Flußbewohner sind, mehrere Jahre als Larven leben. Die europäischen Formen sind vermutlich zweijährig; für *Ophiogomphus severus* und *Octogomphus specularis* nimmt Kennedy ein dreijähriges Larvenleben an, und Needham vermutet, daß *Hagenius brevistylus* vier oder mehr Jahre zur Entwicklung brauche.

Für viele Arten ist nachgewiesen, daß die Eiablage erst etwa 14 Tage nach der Verwandlung beginnt, daß also erst dann die volle Geschlechtsreife erreicht ist. Auffällig ist auch, daß die Weibchen mancher Arten außer zur Eiablage selten am Wasser zu finden sind.

Über die Paarung gibt Kennedy Auskunft. Die Beobachtungen an *Gomphus sobrinus, G. intricatus, Ophiogomphus severus* und *O. morrisoni* geben ein übereinstimmendes Bild.

Das Männchen ergreift das Weibchen, oft während dieses fliegt und Eier legt, oft auch, wenn es rastet; dann bilden die Tiere fliegend das Paarungsrad, nach einem kurzen Flug aber beendigen sie die Kopula ruhend.

Auch die Eiablage ist für alle bisher biologisch bekannten Gomphinen dieselbe. Man kennt sie von *Gomphus vulgatissimus, G. sobrinus, G. exilis, Ophiogomphus aspersus, O. severus, O. morrisoni* und *Hagenius brevistylus.* Alle Weibchen legen ihre Eier allein, ohne die Männchen ab. Sie fliegen dabei dicht über dem Wasser und tauchen das Abdomenende ab und zu hinein, wobei die Eier abgegeben werden.[1])

Die Biologie der *Gomphinae* läßt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

Die Larven der Gomphinae leben vor allem in fließendem Wasser, in Sand und Schlamm eingegraben; das Larvenleben ist in der gemäßigten Zone wohl ausnahmslos mehrjährig.

Die Paarung beginnt im Fluge und wird ruhend im Gras oder an Sträuchern beendigt. Bei der Eiablage ist das Weibchen allein; die Eier werden im Fluge ins freie Wasser abgelegt.

Subfam. Cordulegasterinae. Genus Cordulegaster (Leach 1815).

Cordulegaster annulatus (Latr.).

Im faunistischen Teil dieser Arbeit wurde bereits hervorgehoben, daß weder zoogeographische noch biologische Gründe uns heute erlauben, diese Art als „Glazialrelikt" aufzufassen. Bei uns ist die Form vor allem montan verbreitet, kommt aber doch im übrigen Gebiet, wenn auch nicht häufig, vor. So fand ich sie bei Allschwil in der Rheinebene, auch Leonhardt (1912) meldet die Art von Neudorf.

Cordulegaster bidentatus (Selys).

Auch *C. bidentatus* bewohnt bei uns vorwiegend die Gebirgsgegenden; um Basel ist er häufiger als *C. annulatus.* Im Birstal und seinen Nebentälern fliegt die Art von Ende Mai bis Ende Juli, also auch bei uns etwas früher als ihre Verwandte, wie dies Ris (1909*) für Zürich angibt.

[1]) Diese Beobachtungen widerlegen aufs deutlichste die in der Literatur öfters vertretene Ansicht, daß die Gomphinen ihre Eier in Pflanzen einstechen. Wesenberg (1913, pag. 187) hat schon die irrtümlichen Angaben Lamperts und Ulmers berichtigt; neuerdings gibt auch Brocher (1913) eine Abbildung einer Eiablage von „*Gomphus*" in Pflanzenmaterial. Dies ist sicher unrichtig, da die Weibchen der Gomphinen ja gar keinen Ovipositor besitzen.

Da die Biologie der *Cordulegaster*-Arten sehr viele gemeinsame Züge aufweist, so wird auf sie im Zusammenhange eingegangen werden.

Durch die Arbeiten Needhams (1901*) sowie Needhams und Harts (1901*) und Kennedys (1917) sind wir ausführlich über das Leben der amerikanischen *Cordulegaster*-Arten unterrichtet. Wohl selten zeigt eine Gattung, die über die ganze nördliche Hälfte der alten und der neuen Welt verbreitet ist, überall ein so einheitliches biologisches Verhalten.

Über die Eientwicklung ist nichts bekannt; dagegen ist heute sicher, daß das Larvenleben mehrere Jahre währt. Für *C. dorsalis* nimmt Kennedy 3—4 Jahre an.

Alle Larven sind Kaltwassertiere; Kennedy stellt fest, daß die Arten alle an rasch fließenden Bächen leben, die im Winter nicht gefrieren, daß die Tiere aber fehlen, sobald die Flüsse langsamer und wärmer werden. Needham (1901*) hat die Larven von *C. diastatops* in montanen Quellsümpfen gefunden. Ris (1885 und 1909*) schreibt, daß die europäischen Arten an klaren Wiesenbächen und Quellen im Gebirge sich finden. Ich selbst habe die Larven mehrmals im Jura in Wiesenquellen und klaren Bergbächen angetroffen. Alle diese Angaben stimmen darin überein, daß die *Cordulegaster*-Arten Gebirgstiere sind und ihre Larven in kaltem Wasser leben. Die Larven graben sich im Kies und Sand der Gewässer ein und lauern hier unbeweglich, nur selten den Ort wechselnd, auf Beute.

Die Paarung der Imagines ist noch für keine Art der Gattung beschrieben worden, die Eiablage jedoch ist von *C. bidentatus* in Europa (Ris 1905*) wie auch von *C. dorsalis* in Amerika (Kennedy 1917) bekannt. Beide Autoren berichten übereinstimmend, daß das Weibchen an seichten Stellen der Bäche und Quellen ohne Begleitung des Männchens fliegt. Plötzlich hält es im Fluge ein, stellt das Abdomen senkrecht zum übrigen Körper; in dieser ungewöhnlichen Lage bohrt es sein Hinterleibsende senkrecht in den Grund des Gewässers. Durch diese Beobachtungen ist die Funktion des merkwürdigen Legeapparats der *Cordulegaster*-Weibchen endgültig aufgeklärt. Dieses Organ überragt nämlich das Abdomenende und steht nicht, wie bei den Aeschninen, mehr oder weniger senkrecht dazu. Heute wissen wir, daß diese Einrichtung eben nicht dazu dient, weiches Pflanzengewebe anzustechen, sondern daß sie dem „Setzholz“ eines Gärtners vergleichbar, in ziemlich harten Grund Löcher für die Eier graben muß.

Die folgenden Merkmale sind für die Biologie der Gattung *Cordulegaster* typisch:

Die Cordulegaster-Arten leben montan, ihre Larven sind mehrjährige Kaltwassertiere, die Quellen und Bergbäche bewohnen.

Bei der Eiablage ist das Weibchen allein; es sticht die Eier in den Schlamm oder Sand der Bäche und Quellen ein, wobei das Abdomen senkrecht zum übrigen Körper gestellt wird.

Subfamilie Aeschninae.

Ich habe vor allem *Aeschna cyanea* und *Anax imperator* eingehend beobachtet, sodaß meine Darstellung die bisherigen Beobachtungen ergänzen kann. Für alle übrigen Arten sei auf die Studien Wesenbergs verwiesen.

Genus Brachytron (Evans 1845).

Brachytron hafniense (Müller).

B. hafniense bewohnt um Basel nur die Rheinebene, wie sie nach Le Roi (1915) auch in der Rheinprovinz das Gebirge meidet. An einzelnen Weihern ist sie häufig, an benachbarten oft recht selten. Ob diese Frühjahrsform als Ei überwintert, ist nicht nachgewiesen, ich möchte dies indessen bezweifeln.

Genus Aeschna (Fabr. 1775, Leach 1815).

Aeschna grandis (L.).

Wohl ist *Ae. grandis* über unser ganzes Gebiet verbreitet, doch lebt sie nur im Elsaß und in den Hochmooren häufig. Im Norden ist die Art 4jährig, ob dies auch bei uns zutrifft, ist nicht sicher.

Aeschna juncea (L.).

Die Verbreitung dieser Glazialform wurde im faunistischen Teil dieser Arbeit besprochen. Leider weiß man noch nicht, ob die glaziale Beeinflussung sich auch in ihrer Entwicklung geltend macht. Interessant erscheint mir die Tatsache, daß ich im Wallis (Riederalp, 2000 m) am 12. September abends 6 Uhr ein Weibchen von *Ae. juncea* seine Eier in Sparganium einstechen sah. Das Tier flog im Schatten, auch war die Luft schon sehr kühl. Sonst erfolgt die Eiablage der Aeschninen meist nur mittags in hellem Sonnenschein.

Aeschna mixta (Latr.).

Die kleine *Ae. mixta* lebt bei uns nur in der Rheinebene; von der ähnlich gefärbten *Ae. juncea* ist sie hier also vollständig getrennt und nicht mit ihr zu verwechseln. Mit *Ae. cyanea* und *Sympetrum striolatum* ist sie unsere späteste Libelle.

Aeschna affinis (Vanderl.).

Die mediterrane *Ae. affinis* erscheint bei uns als Wanderer ab und zu (Ris 1885, 1909*). Am 14. August 1896 wurde am Allschwiler Weiher ein Exemplar dieser Art gefangen, das sich im Basler Museum befindet. Über die Biologie dieses Südländers ist uns nichts bekannt.

Aeschna cyanea (Müller).

Ae. cyanea ist die verbreitetste und gewöhnlichste unserer Aeschninen. Sie bewohnt alle permanenten stehenden Gewässer der Umgebung Basels bis in die Hochmoore hinauf. Die Verwandlung zur Imago erstreckt sich für *Ae. cyanea* über eine längere Zeitspanne; so sah ich 1919, wo die Art schon am 17. Juli flog, bis zum 19. August ausschlüpfende Individuen, also über 4 Wochen nach dem Erscheinen der ersten Tiere.

Es steht außer allem Zweifel, daß das immer wieder beobachtete Überwiegen der Männchen bei Libellenarten nur Schein ist. Wesenberg (1913) bemerkt mit Recht, daß alle diese Angaben meist nur der Unkenntnis der biologischen Verhältnisse entspringen.

Bei *Ae. cyanea* ist es vor allem die verborgene Lebensweise der Weibchen, die sie dem Blick des Sammlers oft an Orten entrückt, wo die Männchen in großer Zahl fliegen. Das Weibchen fliegt auf der Suche nach einer Gelegenheit zur Eiablage gerne dicht über dem Wasser, am innern Vegetationssaum unserer Weiher, also dem Blick des Beobachters am Ufer entzogen; oder im Schatten dichter Erlen- und Weidengebüsche, während das Männchen sich im hellen Sonnenlicht über der weiten Wasserfläche tummelt. Überdies entfernt sich das Weibchen viel weiter vom Wasser als der Gatte, vielleicht kehrt es nur zur Paarung und Eiablage an die Gewässer zurück. Weit weg von den Weihern, den Waldrändern oder Waldschneisen entlang, jagen die Weibchen. Bezeichnend ist auch, daß ich in der Stadt nie ein einziges Männchen gefangen habe, während sich Weibchen, besonders im Spätsommer, öfters in die dichtbelebten Straßen der Stadt verirren und richtungslos, dicht am Boden, zwischen den erstaunten Passanten herumschießen.

Die Paarung habe ich öfters gesehen, sie unterscheidet sich nicht von der anderer Aeschnaarten; auch erübrigt sich eine Schilderung, da Hornberger (1918) die Kopula der *Ae. cyanea* eingehend behandelt hat.

Die Eiablage wurde in zahlreichen Fällen gesehen. Das Weibchen ist dabei immer allein und fliegt dicht über dem Wasser am Rande der Vegetation dahin. Die Eier werden in abgestorbene

Zweige, in Grashalme in und über dem Wasser eingestochen. Mehrmals sah ich Weibchen auf völlig trockenem Land sich ins Gras niederlassen, wobei sie das Abdomenende gegen die Halme preßten. Da es sehr schwer war, die Halme im Auge zu behalten, wenn das Tier aufflog, so konnte ich nicht entscheiden, ob wirklich Eier abgelegt wurden. Daß die Eiablage wahllos in tote wie in lebende Substanz erfolgt, zeigt eine Notiz, die als Kuriosität angeführt sei. Im Lehmweiher schwamm ein alter, zerrissener Pferdekummet, dessen Segeltuchfutter frei lag. An einem Nachmittag, als ich dort beobachtete, setzte sich ein *Ae. cyanea*-Weibchen nach dem andern, wenn es auf seiner Runde um den Teich dorthin kam, auf den Kummet und legte seine Eier in dessen Roßhaar, das Segeltuch durchstechend. Oft saßen die Tiere dabei ganz auf dem Trockenen.

Ausführliche Daten über die Entwicklung von *Ae. cyanea* finden sich im experimentellen Teil dieser Arbeit.

Aeschna isosceles (Müller).

Ae. isosceles gehört bei uns ganz der Rheinebene an, ist aber auch hier nicht häufig. Im Basler Museum finden sich Exemplare von Michelfelden, Liniger fing sie bei Neudorf ab und zu. Sie ist bei uns wie in Dänemark eine Frühjahrsform und es ist deshalb wohl möglich, daß für sie die Überwinterung als Ei wegfällt.

Verglichen mit der großen Artenzahl und der kosmopolitischen Verbreitung der Gattung *Aeschna* sind unsere biologischen Kenntnisse über diese Gruppe spärlich zu nennen. Deshalb müssen wir uns davor hüten, das Wenige für allgemein und typisch zu erklären.

Was die Eientwicklung betrifft, so ist es wahrscheinlich, daß die amerikanischen Arten *Ae. canadensis*, *Ae. eremita* und *Ae. umbrosa* im Ei überwintern (Walker 1912), wie dies in Dänemark für *Ae. grandis* und *Ae. viridis* (Wesenberg 1913), und von mir für *Ae. cyanea* nachgewiesen wurde. Aus Australien ist bekannt, daß die Eier von *Ae. brevistyla* sich in 3 Wochen entwickeln (Tillyard 1917), bei *Austroaeschna longissima* vermutet derselbe Autor (1916 b, pag. 51), daß die Larven noch im Herbst das Ei verlassen. Für *Dendroaeschna conspersa* erscheint es wahrscheinlich, daß die Eier den Winter überdauern (Tillyard 1916 b, pag. 43).

Die bis heute bekannten Daten über die Dauer des Larvenlebens der *Aeschna*-Arten wurden bereits im 2. Teil dieser Arbeit angeführt.

Die Lebensweise der Imagines ist in hohem Grade konstant für alle Arten; alle Beobachtungen über Paarung und Eiablage in andern Erdteilen stimmen mit den unsrigen überein. Wenn Beutenmüller (1890*, pag. 165) sagt, er habe im Staat New-York eine „Aeschna-Art" eierlegend in Begleitung des Männchens gesehen, so liegt hier sicher eine Verwechslung mit *Anax junius* vor.

Was wir bis heute über die Biologie der Gattung wissen, gibt folgendes Bild, dessen Unvollständigkeit aber nochmals betont sei:

Die Eientwicklung geht bei früh im Jahr fliegenden Aeschna-Arten wahrscheinlich in wenigen Wochen vor sich; die Eier der Hochsommer- und Herbstformen überwintern in gemäßigten Breiten.

Für einige australische Arten ist einjähriges Larvenleben wahrscheinlich; im gemäßigten Europa und Amerika, wo längere Zeit die Wintertemperatur der Gewässer unter 10° liegt, ist zweijährige Larvenentwicklung das Minimum; für manche Arten sind 3 Jahre notwendig.

Die Paarung beginnt immer mit einem kurzen, wilden Hochzeitsflug und wird ruhend, an Sträuchern oder Bäumen hängend, beendigt. Alle Weibchen legen ihre Eier allein, ohne Begleitung des Männchens ab.

Genus *Anax* (Leach 1815).

Anax imperator (Leach).

A. imperator ist über unser ganzes Gebiet verbreitet und belebt die verschiedensten Gewässer. Der Biologie dieser Art habe ich die größte Aufmerksamkeit geschenkt, besonders der Eientwicklung und dem Larvenleben.

Sehr auffällig war 1919 das gleichzeitige Auftreten der Imagines an verschiedenen Gewässern. In meinen Aquarien verwandelten sich die Nymphen am 9. und 10. Juni. Am 9. flogen die Tiere auch am Riehenteich bei Basel, und am Nachmittag desselben Tages fand ich sowohl bei Liestal als bei Muttenz zahlreiche Exuvien und eben geschlüpfte Imagines. Am nämlichen Tag wurde berichtet, daß *A. imperator* seine Flugzeit auch in Arlesheim begonnen habe. Die meteorologischen Daten ergaben, daß der 9. Juni bisher der wärmste Tag des Jahres gewesen war. Die mittlere Tagestemperatur war 21,9° C., die Sonnenscheindauer betrug 10,8 Stunden.

Die einzige größere Lücke in den Beobachtungen ist das Fehlen jeder sicheren Angabe über die Paarung, was umso bedauerlicher ist, als auch über die Kopula ausländischer *Anax*-Arten wenig bekannt ist. Einzig Tillyard berichtet (1916b),

daß *A. papuensis* sich gleich wie *Ae. brevistyla* paare. Oft genug sah ich die rastlosen Flieger sich angreifen, oft zum Knäuel verwirrt weit vom Weiher wegfliegen. Oft auch stürzte sich ein Tier auf das andere los; nach wenigen Sekunden aber trennten sie sich wieder. Die Bewegungen waren so schnell, daß man kaum beurteilen konnte, ob es Tiere verschiedenen Geschlechts oder bloß kämpfende Männchen waren, geschweige denn, ob eine Paarung stattgefunden habe. Entweder ist die Begattung ungemein kurz oder sie findet weit vom Wasser entfernt statt.

Die Eiablage wurde dagegen oft genug gesehen. *A. imperator* unterscheidet sich darin von manchen seiner Gattungsgenossen, daß das Weibchen immer allein ist. Dicht über dem Wasser fliegend, setzt sich das Tier bald auf Wasserpflanzen, bald auf schwimmende Zweige oder Binsenstengel, in die es seine Eier ablegt. Die Spur des Legebohrers ist selbst unter dem Binokular schwer zu finden. Am leichtesten entdeckte ich die Eier, wenn ich von Grashalmen, auf denen eierlegende Weibchen gesessen hatten, die Blattscheiden abzog. Hält man diese gegen das Licht, so sieht man die Eier in längeren Reihen im Gewebe liegen.

Die Entwicklung von *A. imperator* wurde schon im experimentellen Teil dieser Arbeit geschildert; für manche Details sei auf jene Angaben verwiesen. Das Ausschlüpfen der Lärvchen aus dem Ei habe ich oft beobachtet; doch erübrigt sich eine Schilderung dieses Vorganges, da die eingehende Darstellung Tillyards (1916 u. 1917), die das Ausschlüpfen von *A. papuensis* behandelt, sich ganz mit meinen Beobachtungen deckt. Die Larvenentwicklung wurde genau verfolgt und darauf Wert gelegt, die morphologischen Kennzeichen der einzelnen Häutungsstufen zu ermitteln, um so eine Bestimmung der Larvenstadien zu ermöglichen.

Vor allem wurde der interessante Wechsel der larvalen Zeichnung bei *A. imperator* beobachtet, da es sich hier um eine für die Gattung *Anax* und einzelne *Aeschna*-Arten typische Erscheinung handelt, die in der Literatur in den nachstehenden Stellen kurz gestreift wird:

1901* bildet Needham (pag. 471) 3 Stadien von *A. junius* ab, die zeigen, daß die Larven dieser amerikanischen Art einen starken Wandel der Zeichnung durchmachen.

1909* gibt Ris (pag. 58) an: „Die frühesten Stadien sind schwärzlich, die basalen Segmente und die Spitze des Abdomens weiß und durchscheinend."

1913 schreibt Wesenberg (pag. 394): „Eine ganz merkwürdige Farbvariation kennzeichnet, soviel ich weiß, die Nymphen aller unserer *Aeschna*-Arten. Die eben ausgeschlüpften Larven, die

nur wenige Millimeter lang sind, sind alle mehr oder weniger tief schwarz mit einem hellen Band auf den zwei bis drei ersten Abdominalringen. Diese Weißbändrigkeit der *Aeschna*-Larven hält sich bis zum nächsten Jahre und geht, wenn sie sich, ehe der Winter kommt, gehäutet haben, verloren; . . . . . "

1916b berichtet Tillyard von *A. papuensis*, daß die jungen Larven ganz anders gefärbt seien als die alten; entweder fast ganz schwarz oder schwarz mit weißen Querbändern oder auf alle Arten gescheckt („in any stage of piebaldness"); ferner erwähnt er, daß gescheckte Larven selten über 12 mm lang seien.

Diese Angaben zeigen die allgemeine Verbreitung des larvalen Färbungswechsels in der Gruppe der Aeschninen, besonders in der Gattung *Anax*. Deshalb war es von Interesse, das Phänomen in einem speziellen Falle zu verfolgen. Dabei zeigte sich die interessante Tatsache, daß, obwohl, wie Tillyard sagt, die Larven „auf alle möglichen Arten gescheckt" sind, diese Buntheit im Laufe des Larvenlebens eine konsequente Entwicklung zeigt, und daß die Zeichnung, bei aller Variabilität für jedes Stadium eigentümliche konstante Züge aufweist.

Nachstehend folgt die Charakteristik der einzelnen Häutungsstufen. Dabei ist zu beachten, daß nur die zusammenfassende Berücksichtigung der verschiedensten Merkmale eine sichere Bestimmung erlaubt, da sowohl die Gliederzahl der Tarsen als die der Antennen in manchen Fällen nicht konstant ist. Ebenso ist die Zeichnung bald dunkler, oft fast schwarz, und bald heller. Die Prolarvenstufe ist nicht berücksichtigt.

Larvenstadien von A. imperator.

Alle Längenmaße sind am lebenden Material gemessen, nicht etwa an konservierten Tieren, bei denen sich die Abdominalsegmente strecken, die Flügelscheiden aber ihre ursprüngliche Länge beibehalten (vergl. Tafel I).

1. Larvenstadium: Länge 2 mm, Antenne 3-gliedrig, Tarsen ungegliedert. Larve schwarz, mit spärlicher weißer Zeichnung (Fig. 1). Die 3 Thoraxsegmente sowie Abdominalsegment 1, 2 und 8 median weiß, 7 median leicht aufgehellt.

2. Stadium: (Fig. 2) Länge 2,5 mm, Antenne 3-gliedrig, Tarsen ungegliedert. In der Färbung variierend; konstant ist die Kopfzeichnung sowie die weiße Farbe der Abdominalsegmente 1, 2 und 8.

3. Stadium: (Fig. 3) Länge 3 mm, Antenne 4-gliedrig, Tarsen 2-gliedrig. Thorax meist hell, Abdominalsegmente 1, 2 und 8 noch immer hell, 3—6 (7) schwarz, 9—10 braun. Femora mit 1 distalen Ring.

4. Stadium: (Fig. 4) Länge ca. 5,5 mm, Antenne 4-gliedrig, Tarsen 2-gliedrig. Schwarze Zeichnung bereits auf Punkte reduziert. Thoraxsegment 3, Abdominalsegment 1, 2 und 8 noch immer hell; Segment 3—7 mit Andeutungen der definitiven Zeichnung, 9—10 eintönig braun, Femora mit scharfem distalem und schwächeren proximalem Ring.

5. Stadium: (Fig. 5) Länge ca. 7 mm, Antenne 5-gliedrig, Tarsen 2-gliedrig. Flügelscheiden eben sichtbar. Zeichnung sehr der definitiven genähert, selbst Segment 8 mit Andeutung einer Zeichnung.

Nur die hellen Medianflecke sind auf allen Segmenten sehr groß. Segment 9—10 noch immer gleichmäßig braun. Beide Femoraringe sind gleich scharf. Im Auge ist zum 1. Mal die Pseudopupille sichtbar.

6. Stadium: (Fig. 6) Länge ca. 9 mm, Antenne 5-gliedrig, Tarsen 3-gliedrig (definitive Zahl). Flügelscheiden erst winzige Stummel. Von diesem Stadium an macht nur noch die Kopfzeichnung bestimmte Änderungen durch, während der übrige Körper unmerklich die definitive Zeichnung annimmt.

7. Stadium: (Fig. 7) Länge ca. 13 mm, Antenne 5-gliedrig. Vordere Flügelscheiden nicht ganz die Mitte des 3. Thoraxsegments, hintere das Ende dieses Segments erreichend.

8. Stadium: Länge ca. 17 mm, Antenne 6-gliedrig. Vordere Flügelscheiden erreichen die Mitte, die hinteren das Ende des 3. Thoraxsegments.

9. Stadium: Länge ca. 23 mm, Antenne 7-gliedrig (definitive Gliederzahl). Vordere Flügelscheiden die Mitte des 3. Thoraxsegments, hintere die Mitte des 1. Abdominalsegments erreichend.

10. Stadium: Länge ca. 29 mm, Kopfbreite 6 mm (von einem äußern Augenrand zum andern). Vordere Flügelscheiden bis zum Beginn, hintere bis zum Ende des 1. Abdominalsegments reichend.

11. Stadium: Länge ca. 33 mm, Kopfbreite 7,3 mm. Vordere Flügelscheiden erreichen die Mitte des 2. Abdominalsegments, hintere überragen das Ende dieses Segments nur wenig.

12. Stadium: Länge ca. 47 mm, Kopfbreite 9 mm. Vordere Flügelscheiden überragen nur wenig das 3. Abdominalsegment, hintere erreichen nicht ganz das Ende des 4. Segments.

Die auffälligsten Merkmale im Wechsel der Larvenzeichnung sind:

1. die Entwicklung der definitiven Kopfzeichnung (Fig. 1—7);
2. die langandauernde Hellfärbung der Abdominalsegmente 1 und 2, vor allem aber des Segments 8.

A. imperator entwickelt sich bei uns in einem Jahr. Seine Larve ist eine typische Bewohnerin der Pflanzenregion unserer Weiher. Sie lebt im Sommer und Herbst mehr am Ufer und an der Wasseroberfläche, im Winter findet man sie nur in der Tiefe der Gewässer. Erst anfangs März erscheinen die großen Tiere im vorletzten Larvenstadium, oft auch bereits als Nymphen wieder am Ufer, um sich im Frühsommer zu verwandeln.

Hier sei noch eine Beobachtung über die Nahrung der Larven erwähnt. Während im allgemeinen die Bewegung des Opfers die Larve zum Zupacken reizt, so fraßen jüngere Tiere in meinen Aquarien (etwa bis zum 9. Stadium) auch fast unbewegliche Beutetiere. wie kleinere Limnäen, Planorben, ja sogar Pisidienschalen wurden in der Wirbelgegend angebrochen und das Weichtier gefressen. Darauf aufmerksam geworden, warf ich den Larven öfters Pisidien vor, und immer wurden sie auf dieselbe Weise geöffnet. Der Angriff selbst konnte nicht beobachtet

werden, wohl aber sah ich eines Morgens eine *Anax*-Larve stundenlang lauernd vor einer Erbsenmuschel stehen. Am Nachmittag zeigte die Pisidienschale in der Wirbelgegend ein rundes Loch, und vom Weichtier waren nur noch einige Reste vorhanden. Während normalerweise die Larven nur auf Bewegungsreize hin ihr Opfer packen, so zeigt diese Beobachtung, daß die Wahrnehmung der Beute auch durch andere (wahrscheinlich chemische) Reize ermöglicht wird. Da die betreffenden *Anax*-Larven nicht gerade reichlich gefüttert wurden, so ist nicht ausgeschlossen, daß die Reaktion auf die chemischen Reize durch den Hungerzustand stark mitbedingt war, während gewöhnlich nur auf auffälligen Bewegungsreiz hin die Beute gepackt wird.

Anax parthenope (Selys).

A. parthenope ist in Mitteleuropa weit seltener als *A. imperator*. Liniger hat die Art bei Neudorf im Elsaß nicht selten, am benachbarten Weiher von Michelfelden aber nur in einzelnen Exemplaren beobachtet. Man kennt wohl die Larve, die Biologie aber ist ganz unbekannt.

Von ausländischen *Anax*-Arten sind wir vor allem über *A. junius* in Nordamerika und *A. papuensis* in Australien unterrichtet.

Die Eier von *A. papuensis* entwickeln sich gewöhnlich in etwa 3 Wochen (Tillyard 1917); die Widersprüche in den Angaben über die Dauer des Larvenlebens bei *Anax* wurden schon im experimentellen Teil dieser Arbeit aufgeführt; meine Versuche bestärken die Vermutung, daß die *Anax*-Larven sich in einem Jahr, unter günstigen Verhältnissen sogar noch rascher entwickeln.

Interessant sind die Verhältnisse der Eiablage. Für *A. imperator* wurde gezeigt, daß die Weibchen ihre Eier allein ablegen.

Für *A. junius* liegen mehrere Angaben vor, die alle bezeugen, daß die Männchen ihre eierlegenden Weibchen begleiten (Kennedy 1915, Walker 1912, pag. 46; Whedon 1914). Whedon gelang es sogar, ein Pärchen bei der Eiablage zu photographieren; das Bild zeigt, daß Männchen und Weibchen auf der Unterlage sitzen. Es sind indessen auch Weibchen von *A. junius* beobachtet worden, die ihre Eier allein ablegten.

Tillyard (1916 b, pag. 68) berichtet vom australischen *A. papuensis*, daß das Männchen fast immer das eierlegende Weibchen begleite. Dabei steht es mit lebhaft vibrierenden Flügeln senkrecht auf dem Kopf des Weibchens; es nimmt also eine ganz ähnliche Stellung ein, wie sie bei den Agrioniden üblich ist. Doch wurden auch bei dieser Art Weibchen beobachtet, die allein Eier legten.

Es wurde schon früher auf die interessante Konvergenz hingewiesen, daß derselbe Modus der Eiablage, die Begleitung des Weibchens durch das Männchen, in den hochentwickelten Gruppen der *Agrioninae* und *Libellulinae* sowie im Genus *Anax* wiederkehrt. Innerhalb dieser letzteren Gattung lassen sich noch direkt die Stadien des Weges beobachten, der von primitiveren zu komplizierteren Verhältnissen führt. Wir finden hier die nämlichen Stufen der Eiablage, die wir in den Familien des aufsteigenden Stamms der Zygoptera verfolgen konnten. *A. imperator* repräsentiert das Stadium der *Calopterygidae; A. junius* steht auf der Stufe der *Lestinae* und *A. papuensis* verhält sich wie die *Agrioninae*.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Bild der biologischen Verhältnisse im Genus *Anax:*

Die Eier entwickeln sich ohne Unterbruch in etwa 3 Wochen; das Larvenleben währt auch in gemäßigten Breiten nie länger als ein Jahr; in wärmeren Klimaten kann die Entwicklung vielleicht schon in einem halben Jahr abgeschlossen werden.

Bei der Eiablage zeigt sich ein Übergang vom primitiveren zum komplizierteren Modus; es ist für mehrere Arten nachgewiesen, daß die Weibchen ihre Eier allein ablegen; in manchen Fällen aber begleitet das Männchen das Weibchen, wobei für eine Art beobachtet wurde, daß das Männchen senkrecht auf dem Weibchen stand. Die Eier werden vor allem in lebende Pflanzen, seltener in abgestorbenes Material abgelegt.

Biologische Charakteristik der Aeschnidae.

Die Familie der *Aeschnidae* ist als systematische Einheit schon lange umstritten, und die biologische Untersuchung kann die Zweifel an der Berechtigung dieser Gruppe nur bestärken.

Ris schreibt schon 1886: „Ferner stehen z. B. innerhalb der Familie der *Aeschnidae* die 3 Unterfamilien einander viel ferner, als etwa die *Cordulinae* und *Libellulinae* in der Familie der *Libellulidae*."

Noch bestimmter sagt Tillyard (1917, pag. 258): „Es mag notwendig sein, alle Subfamilien der *Anisoptera*, ausgenommen die der *Libellulinae* und *Cordulinae* zum Range von Familien zu erheben, da die Unterschiede zwischen den 2 genannten viel geringer sind, als die zwischen den andern."

Die einzelnen Gruppen, aus denen die heutige Familie der *Aeschnidae* sich zusammensetzt, sind so heterogen, daß zur biologischen Charakteristik der Familie nur die wenigen Merkmale angeführt werden konnten, die auch für die große Unterordnung der *Anisoptera* gelten: *Die Flügel werden in der Ruhelage horizontal seitlich ausgebreitet. Die Paarung beginnt im Fluge und wird ruhend beendigt.* Ich glaube nun nicht, daß man

berechtigt ist, Glieder zu einer „Familie“ zusammenzuschließen, die unter sich so verschieden sind, als dies nur die Gruppen einer „Unterordnung“ sein können.

Schon das Fehlen eines Ovipositors und die damit verbundene Eiablage ins freie Wasser sondert die *Gomphinae* von den übrigen Aeschniden. Und der archaische Mischtypus der *Cordulegasterinae,* deren Larven eine von der der *Aeschninae* gänzlich abweichende Fangmaske haben, unterscheidet sich durch seinen merkwürdigen Ovipositor und den dadurch bedingten Modus der Eiablage auffällig sowohl von den Gomphinen als von den Aeschninen.

Unter sich sind dagegen alle 3 Gruppen morphologisch und biologisch relativ homogen und lassen sich scharf umschreiben, wie die biologische Charakteristik zeigt.

Die geringe Artenzahl z. B. der *Cordulegasterinae* darf uns nicht abhalten, diese Gruppe als „Familie“ zu betrachten, da für die systematische Gliederung qualitative, nicht quantitative Unterschiede ausschlaggebend sind. Deshalb schließe ich mich durchaus der Auffassung an, es seien die 3 genannten „Subfamilien“ zum Range von „Familien“ zu erheben.

Familie LIBELLULIDAE.

Subfamilie Cordulinae. *Genus Somatochlora* (Selys 1871).

Somatochlora metallica (Vanderl.).

S. metallica ist über unser ganzes Gebiet verbreitet, aber, wie auch Ris (1885) erwähnt, ist sie montan häufiger als in der Ebene. Im Elsaß ist sie mir nur von Michelfelden bekannt. Am zahlreichsten tritt sie an den Weihern von Arlesheim auf, wo die Tiere fast ständig im dichten Schatten unter überhängenden Weidenbüschen flogen. An den nämlichen Orten, allerdings auch ab und zu im Schilf an sonnigen Teilen des Weihers, fand ich auch die Larven.

Am 20. Juli sah ich die Paarung. Ein Männchen stürzte sich auf ein Weibchen, sogleich erfolgte die Kopulation; die beiden Tiere schwebten in der Radstellung etwa 4 Sekunden an derselben Stelle, wobei das Männchen sein Abdomen hoch aufgerichtet trug. Plötzlich schoß das Paar in wildem Fluge in die Baumkronen hinauf, wo die Paarung vermutlich hängend beendigt wurde.

Die Eiablage ist immer noch nicht einwandfrei festgestellt; auch über die Entwicklung wissen wir nichts.

Somatochlora arctica (Zetterst.).

Die Verbreitung der als Glazialrelikt aufzufassenden *S. arctica*, die unsere Hochmoore bewohnt, wurde schon im faunistischen Teil dieser Arbeit eingehend berücksichtigt. Auch von ihr gilt leider, was für alle Glazialrelikte gesagt werden muß, daß ihre Biologie noch durchaus unbekannt ist.

Somatochlora flavomaculata (Vanderl.).

S. flavomaculata lebt in der Umgebung Basels nur in der Rheinebene, wo sie bei Michelfelden im Juli gefangen wurde. Wie Ris (1909*) hervorhebt, meidet sie das freie Wasser und fliegt gerne über verwachsenen feuchten Sumpfwiesen. Dem Leben über verwachsenem Boden entspricht die von Wesenberg beobachtete Gewohnheit, sich im Grase zu paaren. Die Eientwicklung, auch die Eiablage ist uns unbekannt.

Um die biologischen Eigentümlichkeiten der Gattung *Somatochlora* kennen zu lernen, sind noch viele Beobachtungen nötig. Es ist anzunehmen, daß die Eientwicklung in wenigen Wochen erfolge und daß in gemäßigten Breiten die Larven 2-jährig werden.

Die Paarung beginnt, soweit sie bekannt ist, im Fluge und wird ruhend beendigt.

Am unklarsten sind die Verhältnisse der Eiablage. Die Ausbildung des Ovipositors ist eine sehr verschiedene, und es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Eier auf verschiedene Weise abgelegt werden. Manche Arten stechen die Eier vermutlich in Pflanzen ein, so *S. metallica* in Europa, *S. semicircularis* in Amerika (Kennedy 1917), während andere Formen sie vielleicht ins freie Wasser ablegen.

Genus *Cordulia* (Selys 1871).

Cordulia aenea (L.).

C. aenea zählt zu den häufigsten und verbreitetsten Libellen unseres Gebiets. Sie fehlt nur wenigen Weihern und tritt in 1000 m Höhe noch massenhaft auf. *C. aenea* ist eine der Formen, die sich in einem kurzen Zeitraum verwandeln. Wesenberg hebt hervor, daß die ganze Masse der Nymphen eines Teiches das Wasser in etwa 2 Tagen verlasse; dieselbe Erscheinung zeigte sich am Lehmweiher bei Liestal.

Die Paarung hat Wesenberg beobachtet; meine Notizen stimmen mit dem Bekannten überein. Bei der Eiablage ist das Weibchen allein und schlägt sein Abdomen ins freie Wasser, ganz wie die Libellulinen, aber an offenen Stellen des Weihers.

Die Entwicklungsdauer der Cordulien ist noch immer ungeklärt, wie bei den meisten Libelluliden. Obgleich in der Literatur zahlreiche Notizen sich zerstreut finden, so läßt sich nichts Gewisses aussagen, bevor die Aufzucht gelungen ist

Meine Beobachtungen und Messungen an zahlreichen Larven von *C. aenea* ergeben mit Sicherheit, daß bei uns nicht, wie Wesenberg (1913, pag. 375) angibt, im Mai nur eine Larvengröße vorliegt, sondern zwei scharf gesonderte Größen. Schon im März fing ich zahlreiche Larven von 21—24 mm Länge, daneben solche von ca. 9 mm. Anfangs Mai finden sich zahllose reife Nymphen von durchschnittlich 22 mm, aber daneben viele Stadien von 7—14 mm. Diese letzteren wachsen erst heran, wenn die andern längst als Imagines fliegen; bis im August erreichen sie ca. 20 mm Länge. Um dieselbe Zeit erscheinen auch schon viele eben geschlüpfte Lärvchen, die nach den ersten Häutungen etwa auf 5 mm gewachsen sind.

Diese Beobachtungen zusammenfassend möchte ich *für unser Gebiet* folgende Entwicklung für *C. aenea* annehmen: Die Eier entwickeln sich in wenigen Wochen. Die Larven erreichen noch vor Eintritt der Winterkälte ca. 7—9 mm Länge; im nächsten Frühjahr setzt das Wachstum erneut ein, noch vor dem 2. Winter sind die Larven bereits 18—20 mm lang. Im folgenden Frühling reifen sie in kurzer Zeit vollends aus, um sich Mitte Mai, im 2. Jahr nach der Eiablage zu verwandeln.

Die Biologie der *Cordulinae* ist noch zu wenig bekannt, als daß bereits mit Sicherheit allgemeine Merkmale aufgestellt werden könnten. Die Verhältnisse der bis heute biologisch bekannten Arten lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Die Entwicklung ist in vielen Fällen zweijährig. Die Paarung beginnt im Fluge und wird hängend beendigt. Über die Eiablage wissen wir noch immer nur, was bereits Wesenberg (1913) bemerkt hat:

> *„Die Eiablage geht, soviel wir wissen, hauptsächlich ohne Hilfe des Männchens vor sich: die Eier werden, indem die Weibchen mit der Spitze des Abdomens die Oberfläche schlagen, abgespült, sie werden aber nicht vereinzelt, sondern in Klumpen (C. aenea) oder in Schnüren (Epitheca, Tetragoneuria) abgegeben. Daß Somatochlora metallica ihre Eier in irgend einer Weise einbohrt, ist nicht ausgeschlossen.“*

Subfamilie Libellulinae. *Genus Orthetrum* (Newman 1833).

Orthetrum coerulescens (Fabr.).

Die wenigen Funde dieser Art in der Umgebung Basels stammen aus den Hochmooren. Ich fand sie in Plain de Seigne, in den Freibergen des Berner Jura, Kleiber (1911) meldet sie vom Jungholz im Schwarzwald, Mory (1899) von Le Sentier im Jouxtal. Die Biologie von *O. coerulescens* ist so gut wie unbekannt.

Orthetrum brunneum (Fonsc.).

O. brunneum ist eine mediterrane Art und scheint nördlich der Alpen nirgends häufig zu sein. Um Basel ist sie im Jura (Bassecourt bei Delsberg) und am Rande der Rheinebene (Allschwiler Weiher) gefunden worden. Der erste Fund datiert vom 12. Juni, der zweite vom 8. Juli. Die Biologie auch dieser Form ist ganz unbekannt.

Orthetrum cancellatum (L.).

Im Gegensatz zu den vorigen Arten ist *O. cancellatum* in unserm Gebiet nicht selten. Sie bewohnt aber nur die Rheinebene und die Vorhügel des Jura, und auch hier nur größere Gewässer. Der kleinste Weiher, an dem ihre Larve gefunden wurde, ist der Lehmweiher bei Liestal. Ich habe meist Männchen, nur selten Weibchen beobachten können, sodaß ich über das Leben dieser Art nichts mitteilen kann. Nach van der Weele (1906*) und Pierre (1909*) soll das Männchen das Weibchen bei der Eiablage begleiten.

Daß über die Lebensweise und die Entwicklung der *Orthetrum*-Arten so wenig Sicheres bekannt ist, obschon man ihre Larvenformen kennt, ist eine große Lücke in unserem Wissen über das Leben der Libellulinen. Einzig Ris (1910b*) erwähnt, daß die Kopula lange dauere. Man wird sich davor hüten müssen, etwa aus Gründen morphologischer Ähnlichkeit die biologischen Verhältnisse der *Libellula*-Arten generalisierend auf das Genus *Orthetrum* zu übertragen. Die Studien an nahe verwandten Aeschninen, wie *Aeschna* und *Anax* zeigen deutlich, wie verschieden sich die Biologie verwandter Formen gestalten kann.

Genus Libellula (Linné 1758).

Libellula depressa (L.).

L. depressa ist bei uns überall häufig; sie fehlt keinem noch so kleinen Tümpel, keiner lehmigen Wasserlache und keinem Wiesengraben, nur fließende Wasser bewohnt sie nicht.

Den Bericht Wesenbergs, der vor allem das Leben von *L. quadrimaculata* beschrieb, kann ich durch eingehende Beobachtungen über die Biologie von *L. depressa* ergänzen. Wenige Tage nach dem Erscheinen der Imagines wurde bereits die Paarung beobachtet. Meist tummeln sich über der Wasserfläche viel mehr Männchen als Weibchen; erscheint eines der letzteren, so stürzen sich sogleich zwei oder drei Bewerber herzu und balgen sich um das Weibchen, bis es einem Glücklichen gelingt die Braut zu erobern. Kaum 2 Sekunden lang sieht man nur einen wildbewegten Knäuel, dann aber schwebt das Paar im Kopulationsrad, wobei die Tiere meist auf derselben Stelle bleiben, höchstens einen kleinen Kreis von etwa einem halben Meter beschreibend. Die Paarung währt nur ca. 10 Sekunden, dann trennen sich die Tiere und das Weibchen fliegt allein zur Eiablage. Dabei bleibt es gerne längere Zeit an derselben Stelle; oft sah ich eierlegende Weibchen, die von zudringlichen Männchen belästigt wurden, diesen mehr als 20 mal ausweichen, ohne den Platz zu verlassen; erst nach allzulanger Geduldsprobe flogen sie fort.

Die Eiablage sah ich meist an dichtbewachsenen Teilen des Weihers. In rhythmischen Schlägen streifen die Weibchen ihre Eier in kleinen Klümpchen an submersen Pflanzen oder an schwimmenden Holzstücken ab.

Nach Wesenberg schlüpfen die Larven schon nach 14 Tagen aus den Eiern. Mehrere Versuche, die ich mit Eiern von *L. depressa* unternahm, zeigen den entwicklungsfördernden Einfluß von Licht und Wärme. Es wurden dabei Eier derselben Mutter verschiedenen Bedingungen ausgesetzt.

Eier in diffusem Zimmerlicht Temp. 17—20°	Eier in direktem Sonnenlicht für mehrere Stunden Temp. 15—34°	Eier im Warmhaus des botanisch. Gartens bei direktem Sonnenlicht Temp. konstant 22—25°
21 Tage	18 Tage	
13 „	11 „	7 Tage
17 „	13 „	8 „
23 „	19 „	

Das Ausschlüpfen der jungen Larven wurde oft beobachtet. Auch bei *L. depressa* tritt das „Prolarvenstadium“ auf, das nunmehr bei so verschiedenen Libellen festgestellt ist, daß wir es als eine allen Odonaten gemeinsame Entwicklungsstufe ansehen dürfen.

Hat die Prolarve von *L. depressa* die Gallerte durchdrungen, so platzt ihre Haut, und der feinen Hülle entsteigt das erste definitive Larvenstadium. Von dieser Stufe an wurde die Entwicklung genau verfolgt, und ich kann im Folgenden die Merkmale der einzelnen Stadien angeben (vergl. Tafel II).

1. Stadium: (Fig. 1) Länge ca. 1,5 mm, Antenne 3-gliedrig, Tarsen ungegliedert. Beine mit einzelnen Haaren, Körper fast unbehaart. Seitenlappen der Maske erst mit einer Borste neben dem beweglichen Zahn.

2. Stadium: (Fig. 2) Länge ca. 2 mm, Antenne 3-gliedrig, Tarsen ungegliedert. Femora mit 2 deutlichen Ringen. Seitenlappen der Maske mit 4 Borsten neben dem beweglichen Zahn.

3. Stadium: (Fig. 3) Länge ca. 2,5 mm, Antenne 4-gliedrig, Tarsen ungegliedert. Abdomen stärker behaart. An den Femora der distale Ring stark, der proximale sehr schwach.

4. Stadium: (Fig. 4) Länge ca. 3 mm, Antenne 5-gliedrig, Tarsen 2-gliedrig. Die Maske erhält nun die Löffelform; Seitenlappen mit 5, Mentum jederseits mit 6 Borsten.

5. Stadium: (Fig. 5) Länge ca. 4,5 mm, Antenne 6-gliedrig, Tarsen 3-gliedrig (definitive Zahl). Erst jetzt ist die Larvenbehaarung so stark, daß sich das Tier beim Herumkriechen mit Schlamm und Detritus bedeckt. Die Kopfbehaarung erscheint auf dieser Stufe.

6. Stadium: Länge ca. 5,5 mm, Antenne 6-gliedrig.

7. Stadium: (Fig. 6) Länge ca. 8 mm, Antenne 7-gliedrig (definitive Zahl). Hintere Flügelscheiden erreichen die Mitte des 2. Abdominalsegments. Segment 7 und 8 mit deutlichen Medianstacheln.

8. Stadium: Länge 9—10 mm.
Vordere Flügelscheiden bis Mitte des 2. Segments reichend,
hintere „ „ Ende „ 3. „ „
Medianstacheln auf Segment 4—8.

9. Stadium: Länge 11,5—12 mm.
Vordere Flügelscheiden erreichen das Ende des 2. Segments, die hinteren überragen das Ende des 3. nur wenig.

10. Stadium: Länge 15—16 mm.
Vordere Flügelscheiden erreichen das Ende des 5., die hinteren die Mitte des 6. Segments.

11. Stadium: Länge 19—20 mm.
Vordere Flügelscheiden erreichen das Ende des 5., die hinteren die Mitte des 7. Segments.

12. Stadium: Länge ca. 22—23 mm.
Starkes Wachstum des Hinterleibs, sodaß die vorderen Flügelscheiden bis Mitte, die hinteren bis Ende des 6. Segments reichen.

Vom Stadium 1—7 entwickelt sich die Kopfzeichnung allmählich zur definitiven Form. Dieser Wechsel wird durch die Figuren 1—6 dargestellt.

Die Dauer des Larvenlebens ist für *L. depressa* bisher noch nicht durch Aufzucht ermittelt worden. Wesenberg nimmt, wie für *Cordulia* auch für *Libellula* 2 Jahre an. Nach den Befunden im Freien ist dies auch bei uns wahrscheinlich. Ich fand nämlich im Winter regelmäßig 2 Larvengrößen:

1. Larven von 19—23 mm, letztere also ausgewachsen,
2. „ „ 9—10 „ also etwa im 7. bis 8. Stadium.

Die letzteren sind vermutlich die zum ersten Mal, die ersteren die zum zweiten Mal überwinternden Tiere. Doch darf man die Möglichkeit nicht außer acht lassen, daß unter günstigen Bedingungen sich *L. depressa* auch bei uns in einem Jahr entwickeln kann.

Larven, die ich im Laboratorium aus Eiern aufzog, zeigten, bei sonst gleichen Bedingungen, den Einfluß verschiedener Ernährung.

Aus Eiern vom Juni 1919 entwickelten sich Larven, die

im August 1919 2,5—6 mm maßen
„ Oktober 1919 7—8 „ „
„ Februar 1920 7—10 „ „
„ Juli 1920 12—13 „ „

Diese Tiere lebten ständig bei Temperaturen unter 18° und bei sehr spärlicher Nahrung; sie machten eine eigentliche Hungerkur durch und brauchten dabei ein Jahr, um die halbe definitive Größe zu erreichen.

1920 zog ich aus Eiern Larven auf, die ich, ebenfalls bei Temperaturen von nicht mehr als 18°, sehr reichlich fütterte. Diese Tiere machten dieselbe Zahl von 9 Häutungen bis zur Länge von 12 mm in 11 Wochen durch; sie brauchten also nicht einmal so viele Wochen als die hungernden Tiere Monate benötigten! Da die gutgenährten Tiere nicht etwa bei erhöhten Temperaturen gehalten wurden, so ist es wohl möglich, daß, wenn der Winter nicht allzu hart ist, die Entwicklung von *L. depressa* in einem Jahre ablaufen kann.

Die Tatsache, daß die Larve von *L. depressa* sich bei uns oft in den kleinsten Wasserlachen und Gräben findet, in Gewässern, die öfters austrocknen, regte mich an, die Resistenz der Larve gegen das Austrocknen, ihre Fähigkeit, in der Luft zu leben, näher zu prüfen.

Am 10. Oktober 1919 wurde eine erwachsene Larve von *L. depressa* mit Elodea und Wasser in eine flache, mit Schlamm gefüllte Schale gesetzt; das Wasser ließ ich langsam verdunsten, um den Übergang vom Wasser- zum Luftleben möglichst langsam und natürlich zu gestalten. Am 13. Dezember, also nach 8 Wochen, war das Wasser ausgetrocknet; die Larve lag regungslos, von einer Schlammkruste überzogen. Am 5. Januar war dieser Schlammüberzug trocken, hellgrau und die Larve sehr träge. Ich legte sie nun ins Wasser; nach 4 Minuten öffnete sie die bisher geschlossene Analpyramide, nach 6 Minuten konnte man schon Pulsationen des Rektalkiemenkorbs feststellen, nach weiteren 6 Minuten bewegten sich auch die Analstacheln rhythmisch; es hatte also starke Atmung eingesetzt. 20 Minuten, nachdem sie im Wasser war, reagierte die Larve bereits auf die geringste Erschütterung des Wassers durch Herumkriechen. Diese Feststellung lieferte mir den Beweis, daß das Tier nach 23 tägigem Luftleben noch lebenskräftig sei; ich setzte nun die Larve neuerdings aufs Trockene.

Am 14. Januar war der Schlammüberzug des Tieres wiederum hart und trocken. Von nun an bewegte sich die Larve fast täglich, bald nur ein Stück weit, bald ruhelos das Gefäß umkreisend. Während dieser Zeit betrug die Lufttemperatur des Versuchsraums ständig 8—10°. Am 4. Februar war die Larve ungewöhnlich lebhaft, am 5. aber ging sie ein.

Eine zweite Larve (im elften Stadium) wurde am 22. Dezember dem Austrocknen ausgesetzt. Am 29. Dezember war das Wasser verdunstet, da ich ab und zu durch Wegschütten nachgeholfen hatte. Das Tier lebte auf dem trockenen Schlamm bis am 8. Februar 1920, an welchem Tag es sehr lebhaft war. Am 9. gelang es der Larve den Rand des Gefäßes zu übersteigen, und ich fand sie nicht mehr.

Die erste Larve hatte 53 Tage, die zweite 42 Tage (wenigstens unter Beobachtung!) auf dem Trockenen gelebt.

Solche Widerstandsfähigkeit gegenüber der Luftexposition war bisher nur von australischen Cordulinen- und Libellulinenlarven bekannt. Tillyard (1910a*) hielt 4 Larven von *Synthemis eustalacta* 37 Tage lang, eine davon gar 102 Tage hindurch in trockenem Sand, ohne daß sie eingingen. Eine unbestimmte Libellulinenlarve lebte 67 Tage in Sand, der allerdings ständig feucht gehalten wurde; die Larve kam dann wieder ins Wasser, ging aber später, beim Versuch sich zu verwandeln, ein. Als ich Tillyards Schilderung zum ersten Male las, erschien mir diese Anpassungsfähigkeit als eine extreme Spezialisierung, die sich eben nur in den wüstenartigen Gebieten Australiens herausgebildet habe. Mein Erstaunen war umso größer, als sich dieselbe Fähigkeit auch bei Larven unserer gemeinen *L. depressa* zeigte.

Die Möglichkeit, wochenlange Trockenzeit zu ertragen, gestattet es dieser Art, Wasseransammlungen zu bewohnen, die oft austrocknen, und in denen die Larven anderer Arten zugrunde gehen. Deshalb ist es nicht verwunderlich, wenn die Larve in den kleinsten Pfützen und Wiesengräben vorkommt. Nur darf man nicht sagen, *L. depressa* liebe isolierte Gewässer, sondern sie ist eine der wenigen Formen, die an solchen Orten nicht unerbittlich in Trockenzeiten ausgetilgt wird. Wie viele *Lestes*-Arten solche temporäre Gewässer zu besiedeln vermögen, weil ihre Eier eine Trockenperiode überdauern können, so ist dies *L. depressa* durch die Widerstandsfähigkeit ihrer Larve möglich.[1])

[1]) Daß ähnliche Anpassungsfähigkeit bei manchen Libelluliden larven vorkommt, beweist außer den Angaben Tillyards auch die Beobachtung Needhams (1901*, pag. 510), daß *Nannothemis bella* ihre Eier in temporäre Gewässer von 1 bis 2 Zoll Tiefe ablege. Die Larven dieser Art leben in kleinen Wasserlöchern auf trockenem Marschenland oder in Genisten, die von den Hochwassern auf den Wiesen abgelagert werden. Es ist wohl möglich, daß auch diese Larven eventuell Trockenperioden überstehen können.

Libellula quadrimaculata (L.).

Wie *L. depressa,* ist auch *L. quadrimaculata* über unser ganzes Gebiet verbreitet, aber lange nicht so häufig, wie die erstgenannte. Vor allem fehlt sie den kleinen und kleinsten Gewässern, in denen die Larven von *L. depressa* noch leben. An Torfgewässern findet sich *L. quadrimaculata* viel zahlreicher als ihre Verwandte.

Die Verwandlung erstreckt sich über eine längere Periode als die der *L. depressa;* auch erscheint bei uns *L. quadrimaculata* nach der Genannten, erst gegen Ende Mai, und fliegt bis Mitte August.

Das Treiben der Imagines ist bei beiden Arten ähnlich. Das Fehlen in ephemeren Gewässern scheint darauf hinzudeuten, daß die Larve gegen Trockenheit nicht so widerstandsfähig ist, wie die von *L. depressa.*

Libellula fulva (Müller).

L. fulva wird bald als verbreitet, bald als selten bezeichnet; ich führe sie hier an, weil es wahrscheinlich ist, daß sie im Elsaß lebt, obschon sie bis jetzt nicht gemeldet wurde.

Interessant ist, daß die Paarung, wie Ris (1910b*) hervorhebt, viel länger dauert, als bei den andern europäischen *Libellula*-Arten. Ris schreibt:

„Die Paare halten offenbar recht lange und jedenfalls sehr fest zusammen. Ich sah kaum ein solches sich freiwillig trennen; aufgescheucht flogen sie in unveränderter Vereinigung davon und setzten sich wieder, meist eher niedrig, in Schilf und Gebüsch. Den Beginn einer Kopula habe ich bei dieser Gelegenheit nicht beobachtet; es war in den Nachmittagsstunden, und alle Weibchen, die ich überhaupt zu Gesicht bekam, waren kopuliert, während freie Männchen, mit und ohne Kopulationsmarke, ziemlich zahlreich zu sehen waren."

Sonst ist über die Biologie dieser Art nichts bekannt.

L. depressa und *L. quadrimaculata* sind die einzigen Arten des Genus, deren Leben genauer bekannt ist. Von *L. fulva* kennt man nur die Paarung, und da diese von der der andern Arten abweicht, so müssen weitere Forschungen vor allem über die Biologie der amerikanischen *Libellula*-Arten zeigen, welche biologischen Züge bei allen Formen der Gattung wiederkehren.

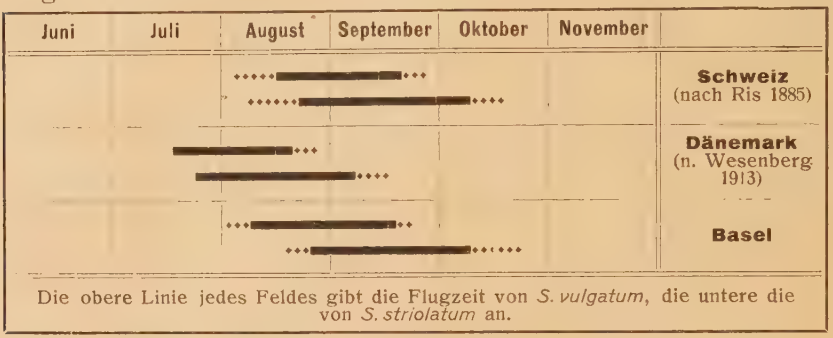
Genus *Sympetrum* (Newman 1833).

Sympetrum striolatum (Charp.).

Lange Zeit war es eine hart umstrittene Frage, ob *S. striolatum* und *S. vulgatum* selbständige Formen oder ein und dieselbe Art seien. Ris (1885) hat schon die Wichtigkeit biologischer Kriterien betont, und gezeigt, daß die Flugzeiten beider Formen wohl zum

Teil zusammenfallen, daß aber *S. vulgatum* die früher, *S. striolatum* die später fliegende Art sei. Diese Tatsache wird auch durch die Angaben Wesenbergs (1913) und durch meine eigenen Befunde bestätigt.

Die folgende Übersicht stellt die bisherigen Daten über die Flugzeit beider Arten zusammen:



Die obere Linie jedes Feldes gibt die Flugzeit von *S. vulgatum*, die untere die von *S. striolatum* an.

Dem Unterschied der Flugzeit gesellt sich in unserm Gebiet auch eine Verschiedenheit der Vertikalverbreitung bei. In den Hochtälern des Jura wie im Jungholz (Kleiber 1911) findet sich nämlich nur *S. striolatum,* nie aber *S. vulgatum.* Da nun Ris (1885) angibt, daß sich *S. vulgatum* vor allem an Torfgewässern massenhaft, *S. striolatum* dagegen in größerer Zahl an Lehmteichen entwickle, so kann nicht die Hochmoornatur unserer höchsten Region für die Verteilung der beiden Sympetren maßgebend sein, denn sonst müßte ja gerade *S. vulgatum,* das nie in jenen Hochmooren gefunden wurde, dort häufig sein. Es ist also anzunehmen, daß beide Arten eine verschiedene Höhengrenze haben; die von *S. striolatum* liegt nach Ris (1909*) erst bei 1800 m, während *S. vulgatum* bei uns 700 m Meereshöhe nicht überschreitet.

Was hier über die Biologie der Imago angeführt wird, gilt, soviel wir heute wissen, auch für unsere andern *Sympetrum*-Arten.

Die Paarung findet sitzend oder hängend statt und dauert meist 3—4 Minuten; aufgescheuchte Paare fliegen in Kopula oft weit feldein.

Bei der Eiablage begleitet das Männchen stets das Weibchen. Das Paar schwebt dabei meist über dicht verwachsenen Wasserpartien, oft auch über ganz trockenem Lande, doch an Stellen, die sich im Winter mit Wasser bedecken. Wesenberg hat die Eiablage genau beobachtet, und ich kann alle Einzelheiten bestätigen.

Im Spätherbst, noch am 10. Oktober 1918, sah ich *S. striolatum* zahlreich kopulieren. Aber die verminderte Wärme der Herbstsonne zeigte sich deutlich im Gebaren der Tiere. Statt wie

sonst im Grase sich zu paaren, taten sie dies auf den durchwärmten sandigen Wegen oder auf sonnenbeschienenen Steinen; dabei ruhten sie öfters aus.

Über die Entwicklung der einzelnen Arten ist wenig Sicheres bekannt. Die dürftigen Angaben werden in der allgemeinen Charakteristik der Gattung angeführt.

Sympetrum vulgatum (L.).

S. vulgatum ist in der Ebene und im niedrigen Jura sehr häufig, über 700 m fehlt es vollkommen. Die Unterschiede, welche diese Art von *S. striolatum* trennen, wurden bereits erwähnt.

Sympetrum fonscolombei (Selys).

Das mediterrane *S. fonscolombei* kommt in Afrika bis zum Kap der guten Hoffnung vor und erscheint in Mitteleuropa ab und zu als Wanderer. In der Schweiz wurde im Juni 1893 um Zürich eine Einwanderung beobachtet, eine sehr starke Mitte Mai 1908 (Ris 1909*).

Liniger fing die Art um Neudorf, ich selbst fand die Form einmal, am 12. Juni 1920. An diesem Tag sah ich am Lehmweiher bei Liestal eine leuchtend rote Libelle. Über eine Stunde mühte ich mich ab, das scheue Tier zu fangen. Es flog endlich davon, kam aber bald in Begleitung des Weibchens zurück. An einer verwachsenen Stelle des Weihers schwebten die beiden, in rhythmischen Schlägen hob und senkte sich das schöne Paar; die Eiablage erfolgte also gleich wie die der mir bekannten Sympetren. Als ich die Tiere endlich fangen konnte, zeigte es sich, daß es *S. fonscolombei* war.

Sympetrum flaveolum (L.).

S. flaveolum lebt in unserm ganzen Gebiet, am zahlreichsten im Elsaß. Schmidt (1915) meldet, daß er oft Weibchen beobachtet habe, die ihre Eier ohne die Begleitung des Männchens ablegten. Bei uns sah ich nur Paare gemeinsam Eier legen.

Sympetrum meridionale (Selys).

Die Mittelmeerform *S. meridionale* tritt nördlich der Alpen nur spärlich auf. In den Alpen findet man verflogene Exemplare bis in 3000 m Höhe. In unserem Gebiet ist die Art ein einziges Mal, am 24. September 1914, von meinem Freunde Dr. E. Handschin bei Liestal, weit von jedem Gewässer entfernt, gefangen worden. Die Biologie ist noch unbekannt.

Sympetrum pedemontanum (Allioni).

S. pedemontanum lebt bei uns mit Vorliebe am Fuße der Gebirge und in den niedrigen Hügelgebieten.

Merkwürdigerweise konnte ich die Art nie finden, obschon sie von Liniger und Leonhardt (1912) im Elsaß, von Dr. Handschin im Jura an den jetzt verschwundenen Orisweihern bei Liestal nachgewiesen wurde. Ob dieses Fehlen sich durch von den andern Sympetren abweichende Entwicklungsverhältnisse erklärt (mehrjährige Entwicklung und infolgedessen bestimmte Flugjahre?), ist nicht bekannt.

Sympetrum depressiusculum (Selys).

Diese Art lebt überall in der Umgebung Basels, aber nirgends häufig. Über ihre Lebensweise weiß man nur, daß sie vor allem über feuchten Wiesen, nicht aber über dem offenen Wasser fliegt, eine Beobachtung, die ich durchaus bestätigen kann.

Sympetrum sanguineum (Müller).

S. sanguineum fehlt unseren höheren Regionen, sonst ist es häufig. Seine Flugzeit beginnt im Elsaß schon Ende Juni, im Hügelland erst Ende (oft auch Mitte) Juli und dauert nach meinen Funden bis Ende September, nach Leonhardt (1912) bis in den Oktober.

Sympetrum danae (Sulzer).

S. danae lebt in unserem ganzen Untersuchungsgebiet, am häufigsten in den Hochmooren. Im Jungholz wie in den Freibergen ist es die dominierende *Sympetrum*-Art. Auch in den Alpen lebt es vom Fuß an bis in 2000 m Höhe. Paarung und Eiablage gehen in der für das Genus typischen Weise vor sich, wie schon Wesenberg (1913) angibt. Über die Entwicklung ist nichts bekannt.

Die zahlreichen Beobachtungen über amerikanische Sympetren ergänzen wohl das Bild vom Leben der Imago, lassen aber meist über Ei- und Larvenentwicklung nur Vermutungen zu.

Über die Eientwicklung von *Sympetrum* orientieren nur wenige Angaben:

Needham (1901*) berichtet, daß Eier von *S. vicinum,* die er seit dem September im Laboratorium hielt, erst im Januar Larven ergaben, und er glaubt, daß die Art als Ei überwintere.

Wesenberg (1913) meldet, daß er von einer Lokalität, wo *S. sanguineum* vom 6. September bis am 14. Oktober Eier aufs Trockene gelegt hatte, alle 14 Tage Eimaterial im Laboratorium ins Wasser gebracht habe, und daß immer nach 8 Tagen die jungen Lärvchen geschlüpft seien. Wesenberg schließt daraus für *S. sanguineum* auf Überwinterung als junge Larve.

Ich habe Eier von *S. vulgatum* schon im August ins Laboratorium gebracht; bis Mitte November hat sich noch keine einzige Larve entwickelt. Nur aus Eiern, die im Oktober erhöhten Temperaturen (bis 30°) ausgesetzt wurden, schlüpften einzelne Larven, die aber alle zugrunde gingen. Es ist also wohl anzunehmen, daß die Eier von *S. vulgatum* überwintern.

Die Gesamtentwicklung von *Sympetrum* ist ziemlich sicher einjährig.

Über das Treiben der Imagines in Amerika liegen viele Berichte vor. Von *S. rubicundulum* (Buchhout 1883*), *S. vicinum* (Williamson 1901b*, Needham 1901*) und *S. corruptum* (Kennedy 1917) ist bekannt, daß die Paare gemeinsam Eier legen; doch sind für die 2 letzteren Arten auch Ausnahmsfälle beobachtet, wo Weibchen die Eiablage allein verrichteten. Für *S. illotum* gibt Kennedy (1917, pag. 609) an, daß das Weibchen seine Eier gewöhnlich allein ablege; doch sah er auch Paare gemeinsam dies Geschäft verrichten.

Besondere Verhältnisse der Eiablage finden sich wahrscheinlich, nach dem merkwürdigen Bau der weiblichen Genitalarmatur zu schließen, bei *S. eroticum* in Japan und bei *S. cordulegaster* in Nordasien. Doch kennt man die Biologie dieser Formen noch nicht.

Im allgemeinen sind folgende biologische Merkmale für *Sympetrum* typisch:

Viele spät fliegende Arten überwintern als Ei; die Larven wachsen sehr rasch. Die europäischen Arten sind wahrscheinlich einjährig. Die Paarung erfolgt ruhend; bei der Eiablage halten die Männchen meist die Weibchen. Die Eier werden im Fluge abgelegt.

Genus Leucorrhinia (Brittinger 1850).

Schon im faunistischen Teil wurde auf das Fehlen von *Leucorrhinia caudalis, albifrons* und *pectoralis* im Untersuchungsgebiet hingewiesen.

Daß die Arten bei uns nicht etwa bloß übersehen wurden, sondern wirklich fehlen, zeigt der Umstand, daß weder die Basler Museumssammlungen noch diejenigen Herrn Linigers Leucorrhinien aus unserer Umgebung (außer *L. dubia*) enthalten, und daß weder Leonhardt in den Jahren 1907/10 noch ich selbst in dreijähriger Sammelarbeit ein einziges Exemplar außer der Glazialform *L. dubia* entdeckten.

Die einzige Erklärung für das Ausbleiben von *L. caudalis, pectoralis* und *albifrons* in unserem Gebiet erscheint mir die, daß diese typischen Moorlibellen so sehr an Torfmoore gebunden sind, daß ihnen unsere Gewässer die günstigen Lebensbedingungen nicht bieten können. Die einzigen Gebiete von echtem Moorcharakter sind die Hochmoore, die auch unsere einzige *Leucorrhinia, L. dubia,* beherbergen. Für die anderen Arten der Gattung sind vielleicht diese Hochtäler bereits klimatisch zu ungünstig.

Leucorrhinia dubia (Vanderl.).

L. dubia wurde im faunistischen Teil durch ihre Verbreitung als „Glazialrelikt" charakterisiert. Sie lebt in unseren Hochtälern nur an Torfgewässern.

In den Freibergen des Berner Jura saßen die Imagines mit Vorliebe auf den sonnendurchglühten Kalksteinen, wo die dunkeln Tiere auf dem hellen Grunde sehr auffällig waren.

Sitzend paarten sich die Leucorrhinien auf der Straße oder auf Steinen; wenn sie aufgescheucht wurden, gaben sie auch im Fluge die Paarungsstellung nicht auf. Seltener sah ich die Kopula an Sträuchern vor sich gehen. Bei der Eiablage waren, im Gegensatz zu den Sympetren, die Weibchen immer allein. An ziemlich verwachsenen Uferstellen schwebend, berührten die Weibchen jede zweite Sekunde mit ihrer Abdomenspitze leicht das Wasser. Über die Dauer der Ei- und Larvenentwicklung dieses interessanten Glazialrelikts wissen wir leider nichts.

Wesenbergs Beobachtungen (1913) über das Leben der Imagines von *L. rubicunda, pectoralis* und *caudalis* stimmen ganz mit den meinigen über *L. dubia* überein. Auch die Angaben Needhams (1901*) über die Eiablage von *L. intacta* und *L. glacialis* decken sich darin mit den europäischen, daß das Weibchen seine Eier allein und im Fluge ablegt. Kennedy (1915) hat die Paarung von *L. hudsonica* im Fluge sich vollziehen sehen; auch bei dieser Art legt das Weibchen allein Eier.

Fast alle Beobachter machen auf die eigentümliche Ruhestellung aufmerksam, die für alle *Leucorrhinia*-Arten typisch zu sein scheint. Wenn die Tiere am Boden sitzen, liegen die Flügelspitzen der Unterlage an und werden weit nach vorn geschoben. Das Abdomen wird dabei leicht schräg aufwärts gehalten. Ich habe diese Stellung bei *L. dubia* immer wieder beobachtet; sie ist auch Wesenberg bei *L. caudalis* aufgefallen und Whedon schildert sie von *L. intacta.*

Die dürftigen Angaben über Ei- und Larvenentwicklung (Wesenberg 1913) lassen noch keine allgemeineren Schlüsse zu. Das Leben der Imagines ist durch folgende Züge charakterisiert:

Die Paarung der Leucorrhinia-Arten findet meist ruhend statt; bei der Eiablage sind die Weibchen (in scharfem Gegensatz zu Sympetrum) immer allein; die Eier werden fliegend ins freie Wasser gelegt.

Für die Gattung ist die Ruhestellung mit erhobenem Abdomen und weit nach vorn geschobenen, fläch der Unterlage angepreßten Flügeln typisch.

Über außereuropäische *Libelluliden*-Genera ist bis heute wenig bekannt. Doch sind wir durch Kennedy (1915) über *Macromia magnifica (Cordulinae)* unterrichtet. Bei dieser Art beginnt, wie bei unsern Cordulinen die Paarung im Flug, wird aber ruhend beendet. Die Weibchen sind bei der Eiablage allein und legen in raschem Fluge die Eier frei ins Wasser.

Von größter Wichtigkeit ist es, daß Kennedy (1917, pag. 628) uns genaue Nachricht über die Eiablage der hochspezialisierten Gattung *Tramea (Libellulinae)* gibt. Schon Needham (1901*) schreibt: „Dies sind Insekten von ausgezeichneter Flugtüchtigkeit, die, zusammen mit dem Genus *Pantala* die äußerste Spezialisierung der Flügelentwicklung, wenigstens in dieser Subfamilie, aufweisen."

Über die Eiablage gibt Needham an (pag. 539), daß im Frühjahr öfters *eierlegende Paare* an den Ufern der Weiher zu sehen seien. Eingehend schildert Kennedy diesen Vorgang für *Tramea lacerata*[1]):

„Ich sah gelegentlich ein Weibchen ohne Begleitung des Männchens Eier legen, aber gewöhnlich hatte jedes Weibchen einen sehr aufmerksamen männlichen Begleiter. Da *Tramea* selten ruht, so fängt das Männchen das Weibchen im Fluge. Paarweise fliegen nun die Tiere über der Weiherfläche, gelegentlich zur Eiablage im Flug innehaltend, über Stellen, die von Algenschaum und von Lemna frei sind. Etwa 6 Zoll über dem Wasser schwebt das Paar. Das Männchen läßt das Weibchen los und bleibt schwebend stehen, während das Weibchen zur Wasserfläche niedersinkt und mit kurzem Schwung ein einziges Mal die Oberfläche berührt; dann erhebt es sich wieder auf die Höhe, wo das Männchen fliegt und dieses packt das Weibchen augenblicklich mit seinen Abdominalanhängen, ohne es erst mit den Füßen zu ergreifen. So wird die Eiablage fortgesetzt. Dieses rasche Loslassen und das fast sofortige Wiederergreifen des Weibchens war eine der sichersten Funktionen, die ich jemals bei Libellen beobachtet hatte."

Im abschließenden Überblick über die Biologie der *Zygoptera* wurde bereits darauf hingewiesen, daß sich, wie dort bei den hochspezialisierten Agrioniden, so auch bei manchen Libelluliden die Eiablage in derselben Weise vollzieht, daß nämlich bei gewissen

[1]) Freie Übertragung.

Vertretern das Weibchen vom Männchen begleitet wird. Diese Erscheinung ist bis jetzt bei den *Cordulinae* nicht bekannt, in der Subfamilie der *Libellulinae* aber tritt sie sowohl bei manchen *Orthetrum*-Arten als in den Gattungen *Sympetrum* und *Tramea* auf.

Daß gerade bei der in jeder Beziehung hochentwickelten Gattung *Tramea* auch die Eiablage in der kompliziertesten Form erfolgt, zeigt deutlich genug, wie die Ausbildung der Instinkte mit der morphologisch-anatomischen Entfaltung Schritt hält, und daß wir in dem speziellen Modus der Eiablage ein Kriterium für die Entwicklungshöhe sehen dürfen.

Biologische Charakteristik der Anisoptera.

Ein Rückblick auf die Mannigfaltigkeit der heute als „Familie" zusammengefaßten „*Aeschnidae*" hat uns bewogen, diese Einheit in 3 selbständige Familien aufzulösen, neben denen als 4. die Gruppe der heutigen *Libellulidae* bestehen bliebe. Bildeten im bisherigen System die *Libellulidae* eine Familie von relativ homogenem Gepräge, verglichen mit den verschiedenen Odonatentypen, die als *Aeschnidae* zur Einheit verbunden waren, so tritt bei der vorgeschlagenen Gliederung der Unterordnung in 4 Familien das Gegenteil ein. Die *Gomphidae*, *Cordulegasteridae* und *Aeschnidae (s. str.)* sind ziemlich fest umschriebene Gruppen, während im Gegensatz zu ihnen die *Libellulidae* eher vielgestaltig genannt werden müssen. Gerade dieses Moment scheint mir aber für die neue Einteilung als für die natürlichere zu sprechen. Denn wenn wir — und dafür sprechen morphologisch-anatomische wie paläontologische Befunde — die *Libellulidae* als die heute höchstentwickelte Gruppe der *Anisoptera* betrachten, so müssen wir erwarten, daß die Entwicklung dieser großen Einheit sich in vollem Flusse befinde; während wir die mehr archaischen Familien als relativ stabil und konservativ auffassen können. Zu dieser Anschauung nötigt uns auch die biologische Betrachtung. *Gomphidae*, *Cordulegasteridae* und *Aeschnidae* lassen sich fest umschreiben, da die Glieder jeder Familie unter sich in der Art der Paarung wie der Eiablage übereinstimmen. Bei den *Libellulidae* jedoch zeigen diese Vorgänge die verschiedenste Ausbildung. So legen einzelne Genera der Subfamilie der *Cordulinae* ihre Eier in Pflanzen, andere ins freie Wasser; in der Subfamilie der *Libellulinae* findet die Paarung mancher Formen ruhend, die anderer Arten im Fluge statt; die Weibchen vieler Gruppen legen ihre Eier allein, die anderer Genera legen sie paarweise ab.

Es läßt sich heute noch nicht entscheiden, in welchem Sinne der Übergang der Eiablage in Pflanzen zu solcher in freies Wasser innerhalb der *Cordulinae* zu deuten ist: ob, da im allgemeinen archaische Odonaten den endophytischen Modus aufweisen, auch hier Genera wie *Somatochlora,* die ihre Eier in Pflanzen ablegen, primitivere Typen repräsentieren, oder ob sie umgekehrt von Formen abstammen, die ihre Eier ohne Ovipositor frei ins Wasser legten.

Dagegen scheint es sicher, daß in der Subfamilie der *Libellulinae* solche Arten als primitiver zu betrachten sind, deren Weibchen allein Eier legen, während die paarweise Eiablage bei hochstehenden Gruppen vorkommt (*Sympetrum, Tramea*).

Wenn im folgenden versucht wird, die 4 Familien der *Anisoptera* biologisch zu charakterisieren, so finden die eben dargelegten Verhältnisse in dieser Definition insofern ihren Ausdruck, als sich die drei ersten Familien eindeutig kennzeichnen lassen, während in der vierten der *Libellulidae* nicht etwa ein bestimmter Modus der Paarung und Eiablage, sondern gerade das Unbestimmte, die weitergehende Entwicklung, als Charakteristikum erkannt werden muß.

Nachstehende Merkmale kennzeichnen die ganze Unterordnung der *Anisoptera:*

Die Flügel werden in der Ruhelage horizontal seitlich ausgebreitet (nur die australische Gattung Cordulephya legt sie dorsal zusammen). Die Paarung beginnt im Fluge, wird auch oft fliegend fortgesetzt, meist aber ruhend beendigt.

1. Familie: **Gomphidae**: *Die Weibchen sind bei der Eiablage allein; es ist kein Ovipositor entwickelt; die Eier werden im Fluge ins freie Wasser gelegt. Die Larven sind in der gemäßigten Zone mindestens zweijährig; sie leben meist am Grund von Flüssen, in Sand und Schlamm grabend.*

2. Familie: **Cordulegasteridae**: *Die Weibchen legen ihre Eier allein ab, mit Hilfe eines abweichend geformten Ovipositors werden dieselben meist in Sand und Schlamm eingebohrt. Die Larven sind 3—4 jährige Kaltwassertiere, die sich am Grunde verbergen.*

3. Familie: **Aeschnidae** (*s. str.*): *Die Weibchen legen ihre Eier allein ab (ausgenommen einige Arten der Gattung Anax); mit Hilfe eines Ovipositors stechen sie sie in lebende oder abgestorbene Pflanzengewebe ein. Die Larven graben nicht im Grunde der Gewässer, sondern leben meist in der Pflanzenregion.*

4. Familie: ***Libellulidae****: Diese hochentwickelte Gruppe umschließt einige Formen, die ihre Eier in Pflanzengewebe legen; der Großteil aber legt sie ins freie Wasser ab. Die Weibchen legen ihre Eier meistens allein, bei einigen hochstehenden Gruppen aber tun dies die Paare gemeinsam. Die Larven sind in gemäßigten Breiten wohl nie mehr als 2jährig; viele leben am Grunde der Gewässer, andere in der Pflanzenzone.*

a) Subfamilie ***Cordulinae****: Die Paarung wird immer ruhend beendigt. Bei der Eiablage sind die Weibchen allein; die Eier werden von wenigen Formen in Pflanzen eingebohrt, von den meisten frei ins Wasser abgelegt.*

b) Subfamilie: ***Libellulinae****: Die Paarung wird meistens ruhend beendet, manche Arten aber paaren sich nur fliegend. Die Eier werden immer ins freie Wasser abgelegt, bei vielen Arten vom Weibchen allein; bei mehreren hochstehenden Formen aber hat sich der kompliziertere Modus paarweiser Eiablage entwickelt.*

Schlußbemerkungen.

Wenn in der vorliegenden Arbeit versucht wurde, aus dem Tatsachenmaterial, das für zahlreiche Libellenarten vorliegt, biologische Merkmale für die höheren systematischen Einheiten abzuleiten, so darf dieser Versuch nicht so aufgefaßt werden, als wollte man gerade zu einem Zeitpunkt, wo die Unzulänglichkeit jedes starren Systems allgemein eingesehen wird, nun auch noch der Mannigfaltigkeit biologischer Erscheinungen Gewalt antun, um sie in ein vorgefaßtes Schema zu pressen. Es war vielmehr unser Ziel, die einseitig morphologisch-anatomische Systematik nach der biologischen Seite hin zu ergänzen.

Man hat heute wohl erkannt, wie unzulänglich unsere Systeme sind; man weiß aber auch, daß wir dieses ordnenden Hilfsmittels nicht entraten können, und es ist deshalb Aufgabe der Forschung, das System allseitig zu vervollkommnen, es so organisch als möglich zu gestalten. Wir nähern uns aber erst dann einer natürlichen Systematik, wenn auch die biologischen Phänomene voll berücksichtigt werden.

Vergessen wir nicht, daß die morphologische Systematik allzu oft ihr Endziel in der „Bestimmungstabelle“ erblickte, statt den Blick auf die Formenfülle, den Gestaltenreichtum ihrer Objekte und auf die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen derselben zu lenken. Durch Berücksichtigung der Entwicklungserscheinungen und der Instinkte strebt die biologische Systematik vor allem darnach, die Darstellung des ganzen Objekts, nicht nur der Teile, die am leichtesten seine Identifizierung ermöglichen, zu vervollkommnen, und den Reichtum der Formen und der Lebensäußerungen in den Mittelpunkt der Betrachtung zu stellen.

Wenn in meiner Arbeit nur die biologischen Erscheinungen isoliert berücksichtigt wurden, so darf daraus nicht geschlossen werden, als würden die morphologischen Tatsachen gering eingeschätzt. Denn diese Arbeit wollte nur Ergänzung und Materialsammlung sein; erst in Zukunft wird es möglich werden, die Ergebnisse morphologischer, biologischer und physiologischer Einzelarbeit vereinigend, in wahren „Lebensbildern“ die Zusammenhänge von Organisation und Lebensweise unserer Objekte erklärend zu beschreiben.

So unvollständig unser biologisches Wissen über die Odonaten noch ist, so wirft doch ein Rückblick auf das heute Bekannte bereits manches Licht auf jene Fragen, zu deren Lösung andere Forschungszweige schon so Hervorragendes beigetragen haben: auf die Rätsel der Stammesgeschichte und der Verwandtschaft der Libellengruppen.

Wie wir gewisse Merkmale des Körperbaus, der Anatomie, der Flügeladerung als höher entwickelte und modernere manchen andern mehr primitiven und archaischen Charakteren entgegenstellen können, so läßt sich diese Unterscheidung auch auf das biologische Verhalten der Libellen anwenden. In erster Linie gilt dies von den Instinkten der Eiablage. Bei dieser für die Erhaltung der Arten so wichtigen Funktion dürfen wir am ehesten erwarten, daß ihre Ausbildung ein Maß der Entwicklungshöhe und Spezialisierung der Art sei.

Wie die Einzeluntersuchung der Odonatenfamilien ergeben hat, liegt in der Tat in der vom Männchen und Weibchen gemeinsam vollzogenen Eiablage ein höherer Ausbildungsgrad vor, als ihn die Eiablage durch das Weibchen allein darstellt. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß das Männchen, wenn es das Weibchen begleitet, tätigen Anteil an der Eiablage nimmt. So durch erregtes Flügelschwirren bei vielen Agrioniden und

bei *Anax papuensis,* sowie dadurch, daß es die Bewegung des Weibchens, das Auf- und Niederwippen dirigiert, ein Akt, der die höchste Vervollkommnung bei *Tramea* erreicht. Daß diese Aktivität des Männchens für das Weibchen einen ständigen Antrieb zu unermüdlicher Eiablage bedeutet, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ein solcher Instinkt kann deshalb für die Erhaltung der Art von großer Bedeutung sein.

Nicht zufällig finden wir die komplizierteste Ausbildung der Fortpflanzungsinstinkte gerade in jenen Gruppen, die auch die morphologisch-anatomische Forschung als hochentwickelt ansieht, in jenen 3 Gruppen, die wir als die heutigen Gipfelpunkte der blühendsten Entwicklungsreihen der Odonaten betrachten müssen: bei den *Agrioninae* an der Spitze der *Zygoptera,* im Genus *Anax,* das, in voller Entfaltung begriffen, den Höhepunkt der *Aeschnidae* bezeichnet, und endlich bei *Orthetrum, Sympetrum* und *Tramea,* die blühende Zweige des Stammes der *Libellulinae* sind!

Aber nicht nur die paarweise Eiablage ist gegenüber der durch das Weibchen allein ausgeübten als ein Entwicklungsfortschritt zu bezeichnen; auch der Übergang von der Eiablage unter Wasser zu fliegendem Eierlegen in freier Luft ist als Fortschritt anzusehen.

Die rein teleologische Betrachtung zeigt, daß die Weibchen, die eierlegend unter Wasser tauchen, vielen Gefahren ausgesetzt sind und leicht der lauernden Schar der Wasserinsekten, der Fische und Amphibien zum Opfer fallen. Bleiben dagegen die Libellen beim Eierlegen im Luftreich, so sind sie viel flugbereiter und wehrhafter, also gesicherter. Aber auch dann ist die Gefahr noch groß, solange die Weibchen mit Hilfe eines Ovipositors ihre Eier in Pflanzen an der Oberfläche des Wassers einbohren müssen. Wohl jeder, der Libellen eingehender beobachtete, hat des öfteren sehen können, wie viele Agrioniden- und Aeschniden-Weibchen den Feinden unter Wasser, vor allem den Fröschen, zum Opfer fallen, wenn sie ihren Hinterleib ins Wasser hängen. Ja, die relative Seltenheit der Weibchen mancher Aeschnen wird von einzelnen Beobachtern nicht zuletzt auf die vielen Gefahren zurückgeführt, denen die eierlegenden Tiere ausgesetzt sind.

Die Gefahren der submersen Eiablage sind also noch nicht ganz vermieden, solange die Eier in Wasserpflanzen eingestochen werden. Erst die Eiablage ohne Ovipositor, indem die Weibchen im Fluge ihre Eier ins Wasser abwerfen, bietet größere Sicherheit. In freier Luft, wo die Libelle Herrscherin ist, vermögen ihr die Feinde unter dem Wasserspiegel nichts anzuhaben.

Verfolgen wir die Ausbildung dieser Verhältnisse in den einzelnen Odonatengruppen, so finden wir wiederum manche phylogenetische Vermutungen bekräftigt, die morphologisch-anatomischen Erwägungen entsprangen.

Die Weibchen der archaischen *Calopterygidae* legen nicht nur ihre Eier allein ab, sie tauchen dabei in vielen Fällen ganz unter Wasser.

Die höher entwickelten *Agrionidae* dagegen legen ihre Eier meist paarweise ab, wobei es viel seltener vorkommt, daß die Weibchen unter Wasser gehen.

Besonders hebt die biologische Untersuchung die hohe Entwicklung der blühenden Subfamilie der *Libellulinae* hervor.

Während selbst hochspezialisierte Aeschninen, wie *Anax,* die bereits in einzelnen Vertretern zur paarweisen Eiablage übergegangen sind, ihre Eier in Pflanzen einbohren, so hat sich die ganze Unterfamilie der *Libellulinae,* wie die höhern *Cordulinae,* vom Wasser emanzipiert. Alle legen ihre Eier im Fluge ab.

Bei manchen blühenden Libellulinengenera, so bei *Orthetrum, Sympetrum* und *Tramea* kombiniert sich sogar der fortschrittliche Modus fliegender Eiablage mit dem ersterwähnten der paarweisen Ausübung dieser Funktion; sodaß sich für die Weibchen dieser Arten mit größter Existenzsicherheit noch der fortwährende Antrieb zur Eiablage verbindet.

Wenn auch im vorliegenden Versuch einer biologischen Systematik vielleicht die eine oder andere bleibende Einsicht gewonnen wurde, so dürfen wir doch nicht vergessen, daß erst ein kleiner Teil der bisher beschriebenen Libellen biologisch bekannt ist. Die Erforschung des Lebens tropischer Arten wird uns gewiß neue Instinkte und Anpassungen erschließen, die erst ein tieferes Verständnis für die Lebensweise der Odonaten und ihre Verwendbarkeit für die Systematik ermöglichen werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

I. Faunistische Resultate.

1. Die Odonatenfauna der Umgebung von Basel zählt heute nach meinen Erfahrungen 58 Arten; nur wenige sporadische Schweizer Libellen konnten nicht gefunden werden. Interessant ist das Vorkommen von *Gomphus flavipes* (Charp.) und *Agrion lindeni* (Selys) im Elsaß. Es wurden auch 3 sporadische Arten, *Agrion ornatum* (Selys), *Erythromma viridulum* (Charp.) und *Sympetrum fonscolombei* (Selys) festgestellt, die bisher nur von je einem Schweizer Fundort bekannt sind.

2. Unsere Libellenfauna setzt sich aus 5 Elementen verschiedenen geographischen Ursprungs zusammen; es finden sich

3	circumboreale	Arten
29	europäisch-asiatische	„
17	mediterrane	„
5	südöstliche	„
4	boreo-alpine	„ (Glazialrelikte).

Hervorzuheben ist der Reichtum an mediterranen Formen.

3. Von den 58 Arten bewohnen 16 den Rhein, 50 die Rheinebene, 34 den Jura und seine Vorhügel und 26 die Hochmoore. Die Artenzahl sinkt also beim Anstieg von 250 m auf 1000 m auf die Hälfte.
4. *Cordulegaster annulatus* (Latr.) sollte vorläufig nicht als Glazialrelikt betrachtet werden, denn sein Verhalten in den von der Eiszeit berührten Gebieten weicht nur wenig von dem der andern *Cordulegaster*-Arten ab; und zudem wissen wir noch nichts über seine Biologie in südlichen Gebieten.

II. Experimentelle Resultate.

1. Die Dauer des Larvenlebens vieler Odonaten läßt sich in weiten Grenzen durch äußere Einflüsse modifizieren. Durch Einwirkung erhöhter Temperaturen und bei reichlicher Nahrung gelang es, Larven von *Anax imperator,* die im Freien 1 Jahr leben, in 7 Monaten zu entwickeln; Jugendformen von *Aeschna cyanea* (Müller), deren Larvenstadium im Freien 26 Monate dauert, durchliefen dieses unter optimalen Bedingungen schon in 14 Monaten.
2. Die *Optimaltemperatur* liegt für die untersuchten Aeschninen-Larven bei 22—25° C.; auch für viele Agrioniden-Larven darf dieselbe Wärme als optimal betrachtet werden.
3. Die Larven von *Anax imperator* (Leach) machen im Laufe der 12 Häutungsstufen einen Färbungswechsel durch, der auch bei andern *Anax*- und *Aeschna*-Larven beobachtet wurde. Die grelle schwarz-weiße Bänderung der jüngsten Stadien geht ganz allmählich in die definitive Larvenzeichnung über. Gewisse Elemente, vor allem der Kopfzeichnung, sind für jedes Stadium (bis etwa zum 8.) typisch.
4. Versuche an Larven von *Libellula depressa* (L.) ergaben, daß diese längere Zeit das Leben in trockener Luft ertragen (42 resp. 53 Tage). Mit dieser Fähigkeit hängt es zusammen, daß *L. depressa* sogar kleinste, manchmal für kürzere Zeit austrocknende Gewässer besiedeln kann.

III. Biologisch-systematische Resultate.

1. Die systematischen Einheiten der Odonaten, soweit es sich um natürliche Gruppen handelt, können auch durch biologische Merkmale umschrieben werden. Viele der bereits von Wesenberg (1913) gegebenen biologischen Charakteristika einzelner Gruppen konnten bestätigt, erweitert und durch neue Feststellungen ergänzt werden.
2. Die biologische Untersuchung bestärkt die von systematischer Seite ausgesprochene Ansicht, es seien die 3 „Subfamilien" der heutigen „Familie" der *Aeschnidae:* die *Gomphinae, Cordulegasterinae* und *Aeschninae* zum Range selbständiger „Familien" zu erheben.
3. Der *Modus der Eiablage* zeigt in der Ordnung der Odonata die interessante Konvergenz, daß in 3 verschiedenen Gruppen die Eier *paarweise,* von Männchen und Weibchen gemeinsam abgelegt werden: bei den *Agrionidae* unter den *Zygoptera,* im Genus *Anax* unter den *Aeschnidae,* sowie in den Gattungen *Orthetrum, Sympetrum* und *Tramea* in der Subfamilie der *Libellulinae.*
4. Die ursprünglichere Form ist die Eiablage durch das Weibchen allein, aus ihr hat sich die paarweise Ausübung entwickelt; ebenso hat sich aus der primitiveren submersen die Eiablage am Wasserspiegel, und aus dieser das fliegende Eierlegen herausgebildet. Diese sekundären Formen paarweiser und fliegender Eiablage können nicht nur durch teleologische Erwägungen als besser geeignet zur Erhaltung der Art betrachtet werden, als die ursprünglichere Form der submersen und vom Weibchen allein ausgeübten Eiablage; sie finden sich auch gerade in jenen Libellengruppen, die in morphologisch-anatomischer Hinsicht als hochspezialisiert anzusehen sind, und die wir als heutige Endpunkte bestimmter Entwicklungsreihen auffassen müssen.
5. Die höchste biologische Spezialisierung erreichen einzelne Genera der *Libellulinae,* in denen sich, wie bei *Orthetrum, Sympetrum* und *Tramea,* die beiden fortschrittlichen Vorgänge der Eiablage kombinieren, indem die Paare *gemeinsam* und *fliegend* die Eier ablegen.

   Bei den höchstentwickelten *Zygoptera,* den *Agrionidae,* und bei den höchsten Formen der *Aeschnidae,* den *Anax*-Arten, findet sich nur der eine fortschrittliche Modus: die Paare legen gemeinsam Eier, diese werden aber in Pflanzen eingebohrt.

6. Morphologisch-archaische Gruppen, wie die *Calopterygidae* oder die *Cordulegasteridae,* zeigen auch primitivere Fortpflanzungsverhältnisse: Alle Weibchen legen ihre Eier allein in Pflanzen oder in den Grund der Gewässer ab, wobei die Weibchen der *Calopterygidae* oft ganz unter Wasser tauchen.

Literatur-Verzeichnis.

Die bis 1913 erschienene biologische Literatur ist nahezu vollständig in Wesenbergs „Odonatenstudien" (1913) zusammengestellt. Ich führe nur die dort nicht erwähnten Arbeiten und die seither erschienenen Publikationen an. Im Text zitierte Literatur, die sich in Wesenbergs Verzeichnis findet, ist mit einem * bezeichnet. Ein umfangreiches Literatur-Verzeichnis enthält auch Tillyard: „The Biology of Dragonflies" (1917).

1666 BALDNER, L. Das Vogel-, Fisch- und Tierbuch des Straßburger Fischers Leonhard Baldner, aus dem Jahre 1666. Herausgegeben von R. Lauterborn-Ludwigshafen a. Rh., 1903.

1909 BALFOUR-BROWN, F. The Life-History of the Agrionid Dragonfly. Proceed. of the Zoolog. Soc. London, 1909.

1887 BARBICHE, ABBÉ. Faune synoptique des Odonates ou Libellules de la Lorraine. Bull. soc. hist. nat., Metz, 16e et 17e cahier, 1887.

1913 BROCHER, F. L'aquarium de chambre-Lausanne.

1902 FÖRSTER, F. Über paläarktische Libellen. Mitteil. d. bad. zool. Vereins, Nr. 15.

1897 GARBINI, A. Libellulidi del Veronese e delle Provinci limitrofe Firenze.

1920 HANDSCHIN, E. Sukzessionen und Adventivformen im Tierreich. Festschr. f. Zschokke, Nr. 9, Basel.

1918 HORNBERGER, F. Die Kopula der Aeschna cyanea L. Jena. Zeitschr. f. Naturw., 35. Bd., N. F. Bd. 48.

1915 KENNEDY, C. Notes on the Life History and Ecology of the Dragonflies of Washington and Oregon. Proceed. U. S. Nat.-Mus., Vol. 49.

1917 — — Notes on the Life History and Ecology of the Dragonflies of Central California and Nevada. Proceed. U. S. Nat.-Mus. Vol. 52.

1917 — — The Odonata of Kansas with Referance to Their Distribution. Contrib. from Entomol. Labor. Nr. 223, Bull. Kansas Univ. Vol. 18, Nr. 1.

1911 KLEIBER, O., Die Tierwelt des Moorgebietes von Jungholz im südlichen Schwarzwald. Arch. f. Naturgesch., Bd. 1, Suppl. 3.

1911 — — Zur schweizerischen Odonatenfauna: Boyeria irene Fonsc. am Vierwaldstättersee. Mitteil. schweiz. ent. Ges., Bd. 12, Heft 3.

1917 LAUTERBORN, R. Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. II. Teil. Der Oberrhein. Sitz.-Ber. d. Heidelb. Akad. d. Wissensch.-Math. naturw. Klasse Abtlg. B.

1912 LEONHARDT, W. Beitrag zur Kenntnis der Odonatenfauna vom Ober-Elsaß. Ber. d. Versamml. d. bot. u. zool. Vereins f. Rheinland-Westfalen.

1911 LE ROI, O. Die Odonaten von Ostpreußen. Schriften d. physik.-ökon. Gesellsch., Königsberg, III.

1915 LE ROI, O. Die Odonaten der Rheinprovinz. Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinland-Westfalen, Jahrg. 75.

1919 LESTAGE, J. Notes biologiques. — 1. Ponte de Libellula depressa; 2. L'eclosion, loin de la rive, des larves d'Odonates. Bull. soc. ent. d. l. Belgique, T. I, 4.

1884 LINIGER, E. Die Odonaten des bernischen Mittellandes. Mitteil. schweiz. ent. Ges., Bd. 6.

1874 MEYER-DÜR, E. Die Neuroptern-Fauna der Schweiz. Mitteil. schweiz. ent. Ges., Bd. 4.

1899 MORY, E. Beitrag zur Odonatenfauna des Jouxtales. Mitteil. schweiz. ent. Ges., Bd. 10.

1885 RIS, F. Die schweizerischen Libellen. Aus „Neuroptera" in: Fauna insectorum Helvetiae. Schaffhausen.

1893 — — Neuropterologischer Sammelbericht. — Torfmoore von Einsiedeln; Ruinen des Bünzener Mooses. Mitteil. schweiz. ent. Ges., Bd. 9.

1896 — — Neuropterologischer Sammelbericht 1894/96. — Odonaten am Rhein; Hausersee bei Ossingen. Mitteil. schweiz. ent. Ges., Bd. 9.

1920 — — Übersicht über die mitteleuropäischen Lestes-Larven. Festschr. f. Zschokke-Basel.

1749 ROESEL VON ROSENHOF, A. Insektenbelustigung, 2. Bd., Nürnberg.

1917 ROUSSEAU, E. Les Larves aquatiques des insectes d'Europe. Lieferung IV—V, März, 1917.

1915 SCHMIDT, E. Vergleichende Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegments bei männlichen Libellen. Zool. Jahrb., Abtlg. Anat. u. Ontog. Bd. 39, H. 1.

1907 STEINMANN, P. Die Tierwelt der Gebirgsbüche, eine faunistisch-biologische Studie. Ann. d. biol. lac. T. II.

1915 TILLYARD, R. J. On the Physiology of the Rectal Gills in the Larvae of Anisopterid Dragonflies. Proceed. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. XL, 19.

1916 — — Further Observations on the Emergence of Dragonflies Larvae from the Egg. Proceed. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. XLI.

1916b — — Life-Histories and Descriptions of Australian Aeschninae. Journ. Linn. Soc. London (Zoology) Vol. XXXIII.

1917 — — The Biology of Dragonflies. University Preß, Cambridge.

1912 WALKER, E. M. The North American Dragonflies of the Genus Aeschna. University of Toronto, Studies, Biological Series Nr. 11.

1913 WESENBERG-LUND, C. Odonatenstudien. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. 1913.

1913b — — Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. d. naturwissensch. Forschung (Abderhalden) Bd. VIII, Halle.

1913c — — Wohnungen und Gehäusebau der Süßwasserinsekten. Fortschr. d. naturw. Forschung, Bd. IX, Halle.

1914 WHEDON, A. D. Preliminary Notes on the Odonata of Southern Minnesota. Minnes. State Entomologist's Report, 1914.

1908 ZSCHOKKE, F. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.

1912 — — Die tiergeographische Bedeutung der Eiszeit. Fortschr. naturw. Forschung, Bd. IV, Halle.

Vita.

Am 27. Mai 1897 wurde ich, ADOLF PORTMANN, von BASEL, in meiner Vaterstadt geboren, als Sohn des Adolf Portmann, Beamter in Basel und der Elisabeth, geb. Rohr. Ich besuchte die Basler Primarschule, später die untere und obere Realschule; an der letzteren Anstalt erhielt ich im Herbst 1916 das Zeugnis der Reife. Von dieser Zeit an widmete ich mich an der Universität Basel dem Studium der Naturwissenschaften.

Mehrmals unterbrach der Militärdienst während des Kriegs meine Studien; auch nahmen zeichnerische Arbeiten meine Zeit oft in Anspruch. Seit Juli 1920 versehe ich an der zoologischen Anstalt die Stelle eines zweiten Assistenten.

Ich besuchte die Vorlesungen der Herren Professoren resp. Dozenten: *Bally*, *Bassalik, Buxtorf, Fichter*, *Hagenbach, Hassinger, Lebedinsky, Menzel, Rupe, Schüepp, Senn, Speiser* und *Zschokke.*

Die vorliegende Dissertation begann ich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. *Fr. Zschokke* im Sommer 1918 in der zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

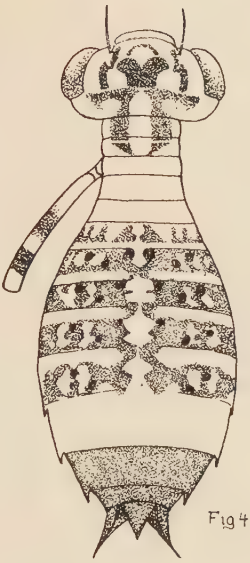


Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Anax imperator

(zu S. 72—74)

Flugzeit der Odonaten in der Umgebung von Basel.

Art	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	Nov.	Erste Individuen am:	Letzte Individuen am:
Calopteryx virgo (L.)									23. V.	2. IX.
C. splendens (Harris)									23. V.	26. IX.
Lestes fuscus (Vanderl.)										
L. virens (Charp.)										
L. barbarus (Fabr.)										13. X.
L. viridis (Vanderl.)									19. VII.	19. IX.
L. dryas (Kirby)										
L. sponsa (Hansem.)									17. VII.	
Platycnemis pennipes (Pall.)									31. V.	
Ischnura pumilio (Charp.)										
J. elegans (Vanderl.)									12. V.	26. IX.
Enallagma cyathigerum (Charp.)										
Agrion lindeni (Selys)										
A. pulchellum (Vanderl.)									1. VI.	
A. ornatum (Selys)									(13. VI.)	
A. mercuriale (Charp.)										
A. hastulatum (Charp.)									30. V.	16. VIII.
A. puella (L.)									6. V.	26. IX.
Erythromma najas (Hansem.)										
E. viridulum (Charp.)									9. VIII.	27. VIII.
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer)									9. V.	6. VIII.
P. tenellum (de Villers)										
Gomphus flavipes (Charp.)										
G. pulchellus (Selys)										
G. vulgatissimus (L.)										
Ophiogomphus serpentinus (Charp.)										12. X.
Onychogomphus forcipatus (L.)										
O. uncatus (Charp.)										
Cordulegaster annulatus (Latr.)									18. VI.	
C. bidentatus (Selys)									20. V.	21. VII.
Brachytron hafniense (Müller)										
Aeschna grandis (L.)									21. VII.	19. IX.
Ae. juncea (L.)									28. VII.	(12. IX.)
Ae. mixta (Latr.)									18. VIII.	11. X.
Ae. affinis (Vanderl.)										
Ae. cyanea (Müller)									3. VII.	11. X.
Ae. isosceles (Müller)										
Anax imperator (Leach)									17. V.	28. VIII.
A. parthenope (Selys)										
Somatochlora metallica (Vanderl.)									1. VI.	10. VIII.
S. arctica (Zetterstedt)									1. VIII.	
S. flavomaculata (Vanderl.)										
Cordulia aenea (L.)									20. V.	4. VIII.
Orthetrum coerulescens (Fabr.)										
O. brunneum (Fonsc.)									12. VI.	8. VIII.
O. cancellatum (L.)									16. VI.	22. VIII.
Libellula quadrimaculata (L.)									26. V.	8. VIII.
L. depressa (L.)									6. V.	4. VIII.
Sympetrum striolatum (Charp.)									22. VIII.	26. X.
S. vulgatum (L.)									12. VIII.	28. IX.
S. fonscolombei (Selys)										
S. flaveolum (L.)									5. VIII.	25. IX.
S. meridionale (Selys)										
S. pedemontanum (Allioni)										
S. depressiusculum (Selys)									20. VII.	(7. IX.)
S. sanguineum (Müller)									20. VII.	11. X.
S. danae (Sulzer)									28. VII.	(22. IX.)
Leucorrhinia dubia (Vanderl.)									(10. VI.)	16. VIII.